

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
LUCAS DESCHAMPS

DÉCODER LES CONSÉQUENCES DE LA SÉLECTION SUR
LES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DE MARAIS TEMPÉRÉS
EN UTILISANT LES RELATIONS TRAIT-ENVIRONNEMENT

AVRIL 2019

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

« Ce que l'on conçoit bien s'énonce clairement », disait Boileau. Je me permettrai de lui répondre, avec la désinvolture que me confère trois siècles d'expérience, que ce que l'on conçoit bien et qui s'énonce clairement n'est généralement pas très intéressant. »

Francine Deroudille, 2007. Michel Vanden Eeckhoudt, Photopoche

Remerciements

Je tiens à remercier de tout mon cœur Vincent Maire pour ces trois années passées sur ce projet. Aucun mot n'existe pour décrire tout ce qu'il m'a apporté (et il va continuer, en plus)!

Je tiens à remercier infiniment Raphaël Proulx sans qui ce projet n'aurait jamais atteint ce niveau de pertinence et d'accomplissement. Le côtoyer m'a ouvert les yeux. Il a aussi créé le réseau de parcelles qui a fait émerger ce projet.

Je tiens à remercier Esther Lévesque dont la sagesse et les ancrages m'ont permis de finir cette maîtrise.

Je tiens à remercier Nicolas Gross pour l'accueil qui m'est toujours offert : il a forgé une bonne part du scientifique que je vais devenir.

Je tiens à remercier Yoann Le Bagousse-Pinguet pour la sympathie et les défis constants qui émergent quand on se côtoie.

Je tiens à remercier Matteo Giacomazzo et Benjamin Gosselin pour les très nombreuses discussions et l'accompagnement tout au long de mon parcours.

Je tiens à remercier Guillaume Rheault pour ses discussions et tout ce qu'il a permis à travers le réseau SAuVER.

Je tiens à remercier Marco Rodriguez et Charles Martin, qui ont permis mon éducation numérique et m'ont encouragé à me dépasser constamment dans les développements statistiques.

Je tiens à remercier Mélanie B. Plourde qui a accompagné le développement du protocole d'extraction des pigments foliaires en laboratoire.

Je tiens à remercier Annie Picard, Caroline Beaulieu, Roxanne Giguère-Tremblay, Antoine Fillion, Alexandre Proulx, Isabelle Lussier, Arianne Bisson pour leur aide sur le terrain et en laboratoire.

Avant propos

À l'été 2015, j'ai décidé que je ferai ma maîtrise avec le tout nouveau professeur Vincent Maire. Il m'a envoyé l'article de Peter Chesson (2000), *Mechanisms of maintenance of species diversity*. Ce papier est un résumé succinct de la formidable théorie de la coexistence, qui décrit comment la biodiversité peut se maintenir sur *le long terme*. Étant adepte de *R*, j'ai imaginé un scénario dans lequel des espèces de friches européennes colonisaient petit à petit un terrain vague. J'ai estimé les chevauchements de niches à partir de leurs valeurs de Landolt et Hellenberg, et ai produit un graphique avec *le temps* en abscisse et en ordonnée ce que je croyais être l'abondance des différentes espèces (et qui était en fait leur taux de croissance : je ne savais pas ce qu'était une équation différentielle).

Se sont enchainées d'intenses discussions sur un même thème : quelles devraient-être les signatures des mécanismes de coexistence dans les distributions de trait observées dans des communautés le long d'un gradient de diversité. Cela partait d'une idée simple : une communauté constituée de plus d'espèces devrait plus « coexister », c'est-à-dire que les mécanismes qui la façonnent devraient favoriser la coexistence d'espèces diverses en lieu et place de l'exclusion compétitive. Ces discussions ont bien entendu mené à une formidable campagne de terrain, avec la découverte de nombreuses communautés de marais, et de longues journées à écouter de la musique ou de l'humour en mesurant des traits fonctionnels majeurs sur 2480 individus.

Puis, le séminaire I venant, Raphaël nous a convaincu que si vraiment le nombre d'espèces des communautés exerçait un filtre biotique, les espèces devraient présenter des normes de réactions, révélant qu'elles sont forcées à s'ajuster à de nouvelles conditions biotiques. Les premières résistances sur l'usage des moments statistiques émergèrent à ce moment-là, en même temps que les premiers résultats préliminaires, sous la forme de nombreux graphiques formant un gigantesque puzzle.

J'ai ensuite eu l'immense chance de passer deux mois à Madrid lors desquels j'ai abondamment discuté d'optimisation du fonctionnement des écosystèmes par les interactions biotiques. Ceci m'a lancé vers ma thèse qui se concentre sur le fonctionnement des écosystèmes arctiques. Étonnement, cette expérience m'a éloigné des

moments des distributions de traits, alors même que je passais mes journées avec *les experts mondiaux* des moments en écologie, Nicolas Gross et Yoann Le Bagousse-Pinguet.

Durant la même période et après mon retour, j'ai découvert les statistiques bayésiennes, leur puissance et les outils qui les accompagnent. J'ai dès lors renoncé à agréger l'information sous forme d'indice : il devenait possible de modéliser les distributions de traits en reproduisant les mécanismes qui font émerger la variation interindividuelle. Il serait même possible, à terme, d'estimer des paramètres de modèles théoriques. Nous avons compris dans la même période que quatre sites ne formaient pas un gradient, mais seulement une comparaison qualitative, ce qui obligeait à modifier notre discours sur le filtre abiotique.

En a résulté un article scientifique, dont vous allez lire la deuxième version. L'idée principale de l'article est que dans des conditions abiotiques données et malgré un fort filtrage, les conditions biotiques sélectionnent les individus à l'intérieur des espèces selon leurs traits fonctionnels. La plasticité phénotypique (incluant les variations génétiques) revêt dès lors un rôle majeur dans l'adaptation des espèces à différents voisinages, menant à des stratégies démographiques contrastées. Ce qui nous a encouragé tout au long de l'écriture de ce papier est que la sélection des individus à l'intérieur des espèces correspond à l'un des fondements de la sélection naturelle, et que nos résultats nous amènent à considérer l'existence potentielle de boucles de rétroaction éco-évolutives dans la création et l'agencement de la biodiversité.

La rédaction de la conclusion du mémoire a mené à de grands bouleversements. En écrivant, je me rends compte que la théorie de la coexistence *n'est pas une théorie de la diversité*. En tout cas pas une théorie spatiale de la diversité. Il me semble que, du point de vue théorique, il y a en fait peu de raisons de croire que, à un temps t , les espèces d'une communauté diversifiée coexistent plus que ceux d'une communauté constituée de trois espèces. Je me rends compte tout de même que mes résultats sont robustes à cette mésinterprétation : après tout, on parle de sélection plus que de coexistence.

Je présente ici le résultat de ces réflexions, tout en craignant que le résultat soit un mémoire un peu bipolaire. L'introduction construit un cadre conceptuel basé sur les filtres,

avec un filtre biotique majoritairement construit à partir des théories de la coexistence. L'article parle principalement de filtres environnementaux et de sélection, mais le gradient de richesse en espèces est discuté d'une manière qui rappelle un gradient de coexistence. Finalement, la discussion du mémoire explique pourquoi la théorie de la coexistence et l'étude de la diversité ne parlent pas vraiment de la même chose, où possèdent en tout cas des liens très diffus. J'espère que ce mémoire pourra prodiguer quelques conseils à l'apprenti écologue des communautés (que je suis encore) : faire de la science, c'est long.

Je finirai par une citation de Charles Elton, à propos des théories développées par Alfred Lotka dans *Elements of mathematical biology* (Elton C. 1935. Reviews : Eppur Si Muove. Journal of ecology. Vol. 4 no. 1, pp 148-150), dont deux chapitres constituent la base des principaux modèles phénoménologiques décrivant les interactions entre espèces :

Like most mathematicians, he takes the hopeful biologist to the edge of a pond, points out that a good swim will help his work, and then pushes him in and leaves him to drown.

Résumé

Expliquer l'existence de communautés diverses dans des écosystèmes caractérisés par des fortes contraintes abiotiques est un défi non résolu en écologie. L'aspect hiérarchique des filtres abiotiques et biotiques est rarement pris en compte et les études en écologie des communautés se concentrent essentiellement sur les patrons agrégés de communauté. Parce que les variations des conditions biotiques peuvent prendre place sur des gradients abiotiques très courts, n'excédant pas la tolérance des espèces d'un réservoir régional, il est probable que le filtrage biotique, façonnant les communautés à l'intérieur des écosystèmes, provoque des ajustements au sein des populations.

Pour explorer cette idée, nous avons conçu un plan d'échantillonnage croisé, répliquant un gradient de diversité dans quatre marais hautement contrastés, différenciés par un remplacement d'espèces presque complet. Nous avons échantillonné des individus matures dans huit communautés par écosystème, sans tenir compte de leur identité taxonomique et de leur apparence. Le développement de modèles distributionnels hiérarchiques nous a permis d'analyser les réponses de la moyenne et de la dispersion des distributions de traits au niveau de l'écosystème, de la communauté et de l'espèce.

Les différences abiotiques entre les écosystèmes filtraient les espèces suivant leur stratégie d'allocation entre la croissance et la conservation des nutriments amenant à un fort turnover d'espèces. À l'intérieur d'un même écosystème, un filtrage biotique plus fin permettait aux espèces de s'assembler en communauté en ajustant, par plasticité phénotypique majoritairement, le partitionnement de la canopée et la morphologie et la physiologie de leurs feuilles. Nous avons aussi trouvé des réponses spécifiques des espèces dominantes au filtre biotique, tant du point de vue des traits fonctionnels que des stratégies démographiques, spécialement au niveau des traits reliés à la biomasse et à l'occupation de l'espace. Deux stratégies contrastées furent détectées, avec des espèces exploitant la variation intra-populationnelle pour maintenir une démographie similaire tout au long du gradient de diversité, alors que d'autres exploiterent leur variation pour devenir dominante lorsqu'en situations favorables.

Nos résultats montrent que les variations biotiques intra-écosystèmes sélectionnent les individus à l'intérieur des populations, révélant l'importance de la variation phénotypique pour qu'une espèce soit maintenue dans des communautés avec différentes diversités de voisinage. Parce que les variations phénotypiques sont reliées à des réponses démographiques, ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives permettant de relier les études de la diversité en espèces et les dynamiques d'éco-évolution.

Mots clés : Diversité alpha; Filtre environnemental; Variation intraspécifique; Variation phénotypique; Réponse démographique; Densité-dépendance; Écologie des communautés; Statistiques bayésiennes; Modèles hiérarchiques

Table des matières

Remerciements.....	i
Avant propos	ii
Résumé.....	v
Table des matières.....	vii
Liste des figures	ix
Chapitre 1. Introduction.....	1
1.1. Assemblage des communautés: les processus.....	3
1.1.1. Le filtre comme représentation de la sélection	4
1.1.2. Le filtre abiotique.....	6
1.1.3. Le filtre biotique comme deuxième étape de la sélection	10
1.2. Les formes de distribution : intégrer les abondances et les niches spécifiques.....	14
1.2.1. Aller chercher la sélection où elle se trouve	15
1.2.2. Et la valeur sélective?.....	17
Chapitre 2. Article.....	19
Abstract	20
Introduction	21
Material and Methods	25
Study sites	25
Vegetation sampling.....	25
Trait measurements	26
Data analysis	27
Results.....	30
Community level response to the environmental gradient among ecosystems.....	30
Community level response to the plant diversity gradient within ecosystems	30
Species level response to the plant diversity gradient within ecosystems	31
Discussion	32
Acknowledgements	37
Literature cited	38
Supplementary figures	49
Data	50
Chemical vs. optical chlorophyll measurements.....	52
Model predictions.....	53
Community level predictions	55

Species level predictions	62
Appendix A: Bayesian Hierarchical Distributional modelling	69
GLM framework	69
Distributional modelling	69
Gamma distribution.....	70
Beta distribution	70
Hierarchical model formulation	71
Model diagnosis	72
Sampling behaviors	72
Posterior-Predictive checks	73
Literature cited	87
Chapitre 3. Discussion et conclusion	88
3.1. Coexistence	88
3.1.1. Maintenance de la diversité.....	88
3.1.2. Densité-Dépendance	90
3.2. Écologie des communautés	91
Chapitre 4. Références	93
Annexe A: Protocole pour l'extraction des pigments foliaires (V3).....	98
Matériel nécessaire.....	98
Extraction	98
Mesure.....	99
Calcul des concentrations des différents pigments	99
Références	99
Validation des mesures du dualex.....	100

Liste des figures

Figure 1-1 : Schéma conceptuel des processus d'assemblage. Tiré de HilleRisLambers et al. (2012).	4
Figure 1-2 : Schéma du fonctionnement du filtre environnemental. Tiré de Shipley (2010a).	5
Figure 1-3 : Graphique du taux de croissance avec et sans différences de niche. Tiré de Levine et HilleRisLambers (2009).	11
Figure 1-4 : Cas hypothétique de deux communautés, (a) étant peu diversifiée et (b) possédant 6 espèces. Les différentes couleurs représentent les fonctions de densité des différentes espèces, et la courbe noire représente la distribution du trait dans la communauté.	14
Figure 3-1 : Simulation de la trajectoire de populations co-occurentes, avec des paramètres fixes de sensibilités à la compétition et de valeur sélective, mais avec deux conditions de chevauchement de niche.	89

Chapitre 1. Introduction

Parlons de sélection dans le cadre de l'écologie des communautés végétales. Par sélection, j'entends le mécanisme qui fixe la valeur sélective d'un individu en déterminant la probabilité de survie et l'intensité de sa croissance et de sa reproduction en fonction des traits fonctionnels qu'il exhibe (Violle *et al.* 2007). Ce processus agit à l'échelle des individus, mais l'écologie des communautés s'intéresse à une échelle supérieure, (potentiellement) émergente d'une quantité déterminée d'organismes de différentes espèces qui sont en relations entre eux et avec leur environnement (Morin 2011). Je définirai le problème de l'écologie des communautés basée sur les traits fonctionnels comme suit : comprendre les conséquences pour les communautés de processus agissant à l'échelle individuelle (Shipley *et al.* 2016).

Une des approches modernes pour aborder cette question consiste à détecter et éventuellement expliquer des patrons entre les propriétés agrégées des communautés (moments des distributions de traits, indices de diversité fonctionnelle, taxonomique ou phylogénétique, etc.) et des caractéristiques clés de l'environnement. Une relation émergente entre une propriété de la végétation et une variable de l'environnement permet de classer cette variation de l'environnement en tant que *gradient* environnemental (Shipley 2010a).

À l'échelle des communautés, une des conséquences de la sélection des individus pour leurs traits consiste en des modifications des distributions de traits communautaires. Ces distributions sont le résultat de l'agrégation des distributions de trait des différentes espèces présentes dans une communauté, pondérées par leur abondance. Cette description peut-être parfaitement résumée par la formulation statistique d'un modèle de mélange, dans lequel la distribution de trait f de la communauté p suit la loi de distribution semi-paramétrique suivante :

$$f_p \sim \sum_{\{s=1\}}^K \lambda_s D(\mu_s, \phi_s)$$

Où λ_s correspond au poids relatif de la distribution paramétrique D de l'espèce s (sans *a priori* sur le type de distribution). Dans cet exemple, les distributions spécifiques sont paramétrées par un paramètre de moyenne (μ) et de dispersion (ϕ).

Trois conséquences de la sélection peuvent affecter la distribution de trait des communautés. La première consiste en la variation de l'abondance relative d'une espèce, λ_s , le long d'un gradient environnemental. Cette abondance varie en fonction de l'adaptation de cette espèce aux conditions environnementales mesurées dans la communauté p . Cette adaptation dépend en partie de la plasticité de l'espèce : à quel point les individus de ce taxon sont-ils capables d'exhiber les traits permettant une valeur sélective positive dans l'environnement de la communauté p , c'est-à-dire à exhiber des traits différents à $p1$ et $p2$? Cette plasticité peut avoir un impact direct sur les distributions de trait à l'échelle des communautés en modifiant la moyenne (μ_s) et la dispersion (ϕ_s) de l'espèce s . Finalement, si un gradient environnemental est suffisamment étendu pour dépasser la plasticité de certaines espèces, c'est-à-dire présente des conditions dans lesquelles les individus de celles-ci ne peuvent pas exhiber des traits permettant de maintenir une valeur sélective positive, un renouvellement d'espèce à lieu. Dans ce cas, l'abondance des espèces concernées passe à zéro, et celles-ci sont remplacées par de nouvelles espèces possédant des distributions de traits contrastées.

Le résultat de ces processus correspond à des distributions dont les principales caractéristiques, comme l'emplacement, la dispersion l'asymétrie et l'aplatissement, sont variables (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017, Gross *et al.* 2018). Dans un premier temps, nous avons voulu décrire l'évolution de ces propriétés (mesurées par les quatre premiers moments de Pearson) le long de gradients orthogonaux relevant de processus abiotiques et biotiques croisés. L'idée était ensuite d'utiliser les propriétés de ces distributions pour prédire les abondances spécifiques, et ainsi tenter d'isoler leur importance dans les processus d'assemblage. Seulement, pour des raisons que j'expliquerai plus tard, j'ai abandonné l'idée de détecter des processus à partir de patrons d'indices agrégés. À la place de cela, dans l'article présenté dans le cœur de ce mémoire, j'ai analysé la réaction des

distributions de trait des communautés et des espèces dominantes le long d'un gradient de richesse en espèces croisé avec un gradient de fertilité.

Grâce à des techniques statistiques adaptées, j'ai pu modéliser à la fois la réponse de la moyenne et de la variance des distributions. Plusieurs processus fondamentaux (filtre abiotique, limite à la similarité) devraient produire des signatures typiques, d'autant plus si elles sont observées à plusieurs niveaux, tels que ceux des espèces et de leur agrégation en communauté. Ceci laisse de côté l'exploration explicite des variations d'abondance afin de décrire la réponse des distributions phénotypiques, montrant ainsi que la réaction des individus des différentes espèces à un gradient local de diversité dépend de leur identité taxonomique, avec des stratégies spécifiques contrastées.

Ci-dessous se trouve une partie de mon séminaire I modifiée qui décrit les processus de sélection reliés aux facteurs biotiques et abiotiques, ainsi que leur impact attendu sur les formes des distributions à l'échelle des communautés. Ensuite, j'expliquerai pourquoi j'ai renoncé à l'usage des moments des distributions, et pourquoi l'idée de base a été abandonnée. Je continuerai par une description de la force de notre étude, pour finir par certaines mises en garde.

1.1. Assemblage des communautés: les processus

Derrière les approches statistiques utilisées, les écologues tentent de rendre compte des processus déterministes et stochastiques selon leur compréhension du monde vivant. J'expose ci-dessous les processus majeurs suivant le paradigme partagé par nombres d'écologues des communautés (Lorie, HilleRisLambers, Vile & Violle...). L'ensemble du processus est représenté par la figure 2 (HilleRisLambers et al. 2012).

Dans ce paradigme, les individus des communautés locales sont pigés dans le réservoir régional d'espèces, qui contient l'information génétique permettant le développement d'organismes adaptés aux conditions présentes sur cette surface (Cornell et Harrison 2014). Ce stock paysager, façonné par l'évolution, détermine certaines propriétés des communautés locales, y compris les modalités de la compétition (Tilman

1990). Par exemple, la diversité locale dépend de la diversité régionale (Cornell et Harrison 2014), ou des conditions dans lesquelles ont évolué la majorité des espèces (Partel 2002, Laliberte et al. 2014). Le lien entre le réservoir régional et les communautés locales se fait à travers la dispersion, qui dépend des caractéristiques du paysage et des organismes (Levine et Murrell 2003).

Pour s'installer dans une communauté, les propagules du réservoir régional doivent passer à travers une série de filtres, qui représentent une conséquence écologique de la sélection naturelle. Si cet aspect déterministe clé a le plus souvent été abordé sous l'angle des conditions abiotiques, les conditions biotiques sont un aspect peut-être trop souvent négligé.

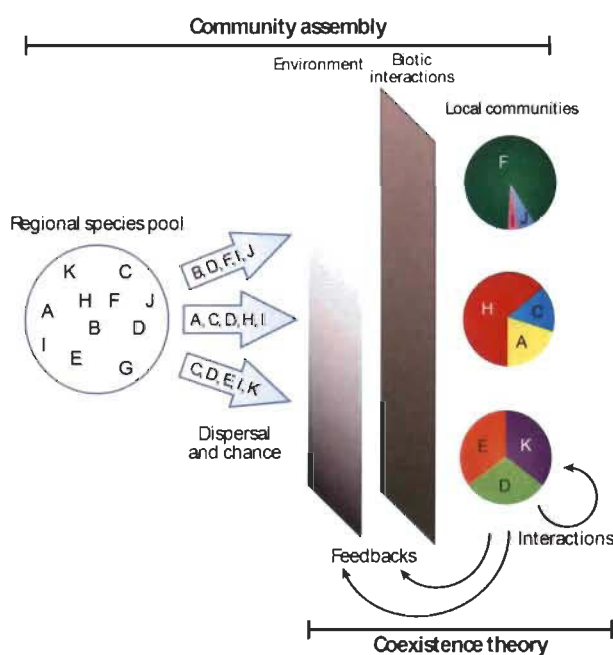


Figure 1-1: Schéma conceptuel des processus d'assemblage. Les organismes dispersés depuis le réservoir régional d'espèces doivent passer à travers les filtres biotiques et abiotiques pour s'installer dans les communautés locales. La structure de ces dernières influence rétro-activement les modalités de sélection. Tiré de HilleRisLambers et al. (2012).

1.1.1. Le filtre comme représentation de la sélection

La possibilité d'installation, de maintien et de reproduction d'un individu dans des conditions données dépend de son adaptation à cet environnement. Seuls des individus

présentant certaines combinaisons de valeurs de traits fonctionnels pourront être présents à un site particulier : la capacité à germer dans la boue, ou à transporter l'oxygène à travers les aérénchymes, déterminera si des propagules d'une espèce pourront établir une population viable dans un marais (Keddy 1992). En d'autres termes, la sélection détermine quelles caractéristiques, ou valeurs de traits, seront favorables ou non à un site (Figure 3a, Shipley 2010a chap. 3).

Dans le but de modéliser l'abondance des différentes espèces, il est pertinent de décrire ce filtre de manière probabiliste. Nous pouvons le représenter comme un tamis possédant une distribution de taille de trous (figure 3b, Shipley 2010a). Pour passer à travers le filtre, il faut qu'un individu, que l'on peut représenter comme un grain de sable, soit de la taille correspondante à celle d'une ouverture. Ainsi, la distribution des valeurs de traits dans une communauté dépend de la disponibilité de ces dernières dans le réservoir régional et des conditions environnementales. Celles-ci, en sélectionnant des valeurs de traits particulières, déterminent la probabilité d'observer localement chaque valeur, ce qui aboutit à différentes abondances relatives.

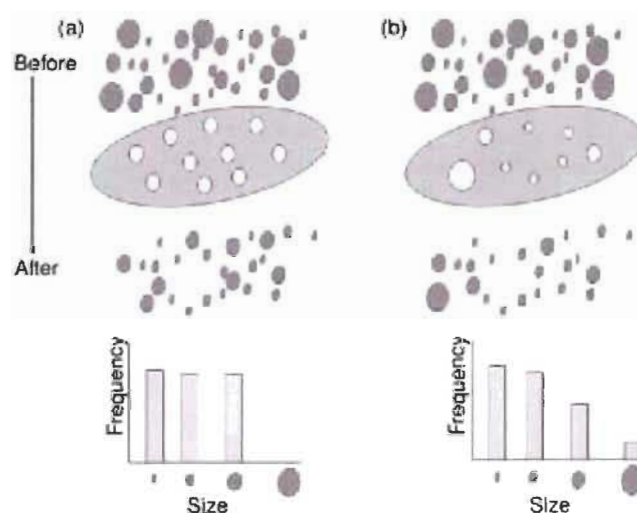


Figure 1-2: Schéma du fonctionnement du filtre environnemental. (a) représente un filtre sélectionnant les individus en fonction d'une condition unique à satisfaire. (b) représente un filtre probabiliste dans lesquelles les trous du filtre sélectionnent pour des distributions de caractéristiques. Tiré de Shipley (2010a).

La sélection agissant ici sur l'individu, des différences devraient apparaître dans les distributions de traits à l'intérieur des espèces. Ainsi, le long d'un gradient de conditions

environnementales contraignantes, les individus d'une même espèce devraient posséder des caractéristiques différentes, dans les limites de leur plasticité phénotypique ou de la diversité génétique des populations (Ackerly et Cornwell 2007). Une telle sélection individuelle peut mener à des formes particulières de distribution spécifiques de traits, par exemple si elle favorise les valeurs les plus importantes que peuvent exprimer les individus d'une espèce ou si elle limite la diversité des valeurs favorables (Weiner et Thomas 1986, DeWitt 2016).

La description de l'environnement se fait souvent au sens large : les variables prédictives déterminant la sélection ne différencient pas les processus abiotiques et biotiques. Or, le modèle conceptuel présenté à la figure 2 prévoit que dans des conditions abiotiques données, les interactions entre individus façonnent les communautés. De plus, la description de l'environnement est habituellement limitée à des gradients de conditions climato-édaphiques. Bien que celles-ci influencent aussi les interactions biotiques, telles que la compétition ou la facilitation, cette approche ne prend pas explicitement en compte ces processus. Ceci peut mener à une confusion si les conditions abiotiques et biotiques covarient, par exemple lorsque la diversité change avec les conditions abiotiques (Partel 2002, Godsoe et al. 2016). Dans ce qui va suivre, je vais présenter un cadre théorique qui permet de modéliser explicitement les filtres biotiques et abiotiques emboîtés, en faisant varier les conditions biotiques à l'intérieur d'un même environnement abiotique.

1.1.2. Le filtre abiotique

Fondamentaux

Le filtre abiotique est particulièrement étudié à travers les variations des modalités de la sélection le long de gradients de conditions climato-édaphiques du milieu. Nous nous inspirerons ici de la définition de Shipley (2010a chap. 3) : '*un gradient correspond à une fonction mathématique reliant des variables environnementales aux contraintes sur les organismes, et donc à leurs caractéristiques*'. Ainsi, une variation dans un ensemble de propriétés de l'environnement sera, par exemple, reliée à une augmentation du stress ou

des perturbations de l'habitat, influençant les stratégies à adopter par les espèces pour s'y développer.

La sélection a été décrite par la relation statistique entre les caractéristiques sélectionnées (présentes dans une communauté donnée), et les conditions abiotiques qui régissent la sélection. Toutefois, la modélisation permet de décrire la sélection de manière plus complète. Deux éléments clés la représentent : la directionnalité et l'intensité (Laughlin et Joshi 2015).

La directionnalité correspond à la forme de la relation entre l'environnement et la valeur la plus probable d'un trait (mode d'une distribution de trait). Cet aspect est de plus en plus documenté tant à l'échelle régionale (e.g. Simpson et al. 2016) que globale (Wright et al. 2004). Maire et al. (2015) ont ainsi quantifié l'importance relative du climat et du sol dans la variation des traits fonctionnels déterminant la photosynthèse, qui fournit les substrats carbonés nécessaires aux végétaux pour assurer leur croissance et leur reproduction.

L'intensité de la sélection est représentée par la dispersion possible autour de la valeur moyenne – optimale pour s'adapter à un environnement. Les conditions plus contraignantes limiteraient ainsi la gamme des valeurs possibles d'un trait aboutissant à la survie. Ceci a été démontré à travers l'étude de la sous-dispersion des valeurs de trait par rapport à un modèle nul, basé sur des permutations de valeurs de traits entre les espèces (Bernard-Verdier et al. 2012, Baastrup-spohr et al. 2015) ou encore en étudiant la dynamique de la variance (LeBagousse-Pinguet et al. 2017) le long de gradient de fertilité ou d'aridité respectivement.

Approche contemporaine de modélisation du filtre abiotique

Les modèles de prédiction de communauté basés sur les gradients abiotiques produisent des résultats stables. En se basant sur la relation trait-environnement, le modèle CATS explique au maximum 40 % de la variation d'abondances observées dans les communautés sauvages (Shipley et al. 2011, Frenette-Dussault et al. 2013, Baastrup-

Spohr et al. 2015). Ce modèle résout un système d'équations linéaires décrivant la valeur de trait moyen d'une communauté comme résultant de la valeur moyenne de chaque espèce du réservoir régional multipliée par son abondance locale. L'abondance prédite est celle qui maximise la fonction d'entropie H' . Le modèle peut être contraint soit par des valeurs de traits moyens de communauté observées, soit par celles prédites par la relation entre celle-ci et des variables de l'environnement (Shipley 2010a, 2010b). La performance des modèles forcés par les traits moyens observés est généralement beaucoup plus grande que celle de ceux basés sur la description statistique du filtre environnemental (Shipley et al. 2011, Sonnier et al 2012). Ces modèles ont grandement amélioré notre compréhension de l'assemblage des communautés, en différenciant l'influence des processus liés à la métacommunauté de celle des processus liés à la sélection sur le trait moyen (Shipley et al. 2011, Shipley 2014), ou encore en quantifiant l'intensité de la sélection sur différents traits selon la position le long du gradient abiotique (Baastrup-Spohr et al. 2015).

Critique de l'approche contemporaine

Toutefois, un défi pour de tels modèles de communauté est la prédiction des espèces subordonnées et rares (Sonnier et al. 2010). Est-ce due à une stochasticité démographique impossible à modéliser ? Peut-être que les variations des abondances d'espèces non dominantes sont régies par d'autres mécanismes que leur proximité à une valeur moyenne optimale (Maire et al. 2012). Cette limitation prédictive empêche de comprendre la variation apparaissant dans des conditions données autrement que comme étant le fruit du hasard.

La plupart du temps, les relations entre traits et environnement sont définies sur la base d'une relation statistique gaussienne, typiquement de la forme suivante :

$$T_i \sim \text{Normal}(\mu_i, \sigma)$$

$$\mu_i = \beta_j x_{ij} + \alpha$$

Où T_i correspond à la valeur de trait prédite pour l'individu i ou la valeur moyenne de la communauté i , pigée dans une loi normale de moyenne μ_i et d'écart-type σ . La moyenne μ_i est prédite par une équation contenant un ou des prédictors

environnementaux $x_{ij,j}$ étant une variable environnementale ou un axe d'ordination. Bien entendu, l'équation du modèle n'est pas forcément linéaire, mais peut prendre de nombreuses formes, y compris à travers des fonctions de lissage.

Une telle modélisation implique plusieurs présupposés assez forts, qui sont rarement évoqués. L'environnement sélectionne, à chaque site, une valeur optimale de trait, représentée par la moyenne des traits observés en ce lieu (Shipley 2010b). Les déviations par rapport à cette moyenne sont considérées comme des variations aléatoires pouvant provenir de processus additifs (McElreath 2011). En d'autres termes, les populations des différentes espèces se distribuent autour de cette valeur optimale de manière symétrique. Étant donnée la décroissance des probabilités d'observation (ou d'abondance) d'une valeur avec l'éloignement à la moyenne, il semble que cette manière de représenter la sélection implique que celle-ci agît sur les individus en fonction de leur position par rapport à une valeur optimale.

Or, la sélection semble agir de manière autrement plus fine. Les distributions de traits dans les communautés sont rarement symétriques, par exemple lorsqu'un changement dynamique tire les valeurs vers un nouvel état, ou lorsque les valeurs les mieux adaptées sont celles proches des limites de valeurs possibles (Enquist et al. 2015). De plus, les individus peuvent être sélectionnés pour des stratégies radicalement différentes, menant à des distributions très aplaties ou bimodales (hautement platikurtiques). Par exemple, dans des environnements arides, des espèces pérennes résistantes au stress hydrique côtoient des plantes annuelles au cycle court profitant des épisodes de pluie (Le Bagousse-Pinguet et al. 2017).

Finalement, les modèles prédisant la structure des communautés sont souvent alimentés par une valeur de trait moyenne par espèce. Ainsi, la variabilité intraspécifique n'est pas intégrée, ni la capacité d'une espèce à ajuster ces traits à un nouvel environnement, malgré les preuves empiriques ayant révélés l'importance de ces aspects (Albert et al. 2012; Niu et al. 2016). De plus, selon notre cadre théorique développé précédemment, les variations des valeurs de traits à l'intérieur d'une même espèce peuvent être considérées comme une conséquence fondamentale de la sélection (DeWitt 2016).

Dans la prochaine partie, nous allons proposer un cadre théorique pour intégrer le filtre biotique comme une deuxième étape de la sélection. Notre approche se centrera explicitement sur les individus, considérés comme les cibles de la sélection.

1.1.3. Le filtre biotique comme deuxième étape de la sélection

L'ajout de variables indicatrices des interactions biotiques dans les modèles de végétation améliore les prédictions d'abondance et de diversité de ces derniers (Pellissier et al. 2010, Le Roux et al. 2014, Boulangeat et al. 2012). Dans ces modèles, les conditions biotiques ont été décrites par des indicateurs indirects, tels que l'abondance d'espèces structurantes ou des matrices et indices basés sur les cooccurrences d'espèces. Laughlin et al. (2015), ont fait un pas de plus en nourrissant leur modèle *Traitspace* avec les fonctions semi-paramétriques de densité des traits de chaque communauté, permettant d'intégrer un potentiel effet biotique. Celui-ci se traduisait par exemple par des distributions bimodales. Toutefois, aucune approche n'a considéré explicitement les conditions biotiques comme un potentiel facteur de sélection.

Habituellement, les conditions biotiques sont décrites par les interactions entre les espèces. La théorie de la coexistence modélise par exemple la compétition à travers des processus démographiques quantifiant l'impact densité-dépendant des populations des différentes espèces sur les taux de croissance des populations des autres espèces (c.f. par exemple Chesson 2000, Adler et al. 2007, Levine et HilleRisLambers 2009, Kraft et al. 2014). Cette théorie prédit que le résultat de la compétition dépend du ratio des compétitions intra- et interspécifique. Ceci a été traduit mathématiquement à travers deux mécanismes : la différence de performance entre les populations (mécanisme égalisant), et la différence de niche entre celles-ci (mécanisme stabilisant).

Les deux mécanismes agissent de manière opposée. En cas de niches similaires, l'intensité de la compétition subie par les différentes espèces ne dépend pas de leur abondance relative (figure 4b). Seule la différence de performance déterminera le ou les quelques vainqueurs de la compétition (Levine et HilleRisLambers 2009). Lorsque le chevauchement des niches diminue, par exemple par une plus grande diversité de

ressources exploitées par les différentes espèces, la compétition avec des conspécifiques devrait être plus intense qu'avec des individus d'autres espèces. En résulte un mécanisme densité dépendant : plus la probabilité de cohabitation avec des individus de la même espèce, potentiellement plus similaires, augmente, moins le taux de croissance de cette espèce va être important (figure 4a, Levine et HilleRisLambers 2009).

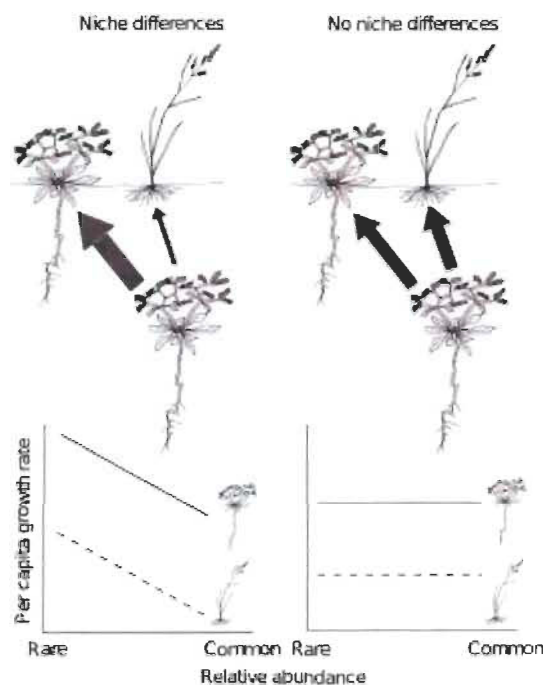


Figure 1-3 : Graphique du taux de croissance avec et sans différences de niche. (a) présente un cas dans lequel les individus subissent une compétition plus intense avec leurs conspécifiques, alors que les espèces dans (b) subissent la même compétition, quelque soit l'espèce voisine. Tiré de Levine et HilleRisLambers (2009).

Le résultat de la compétition dépend aussi de l'environnement abiotique, et des ressources pour lesquelles les végétaux sont en compétition (DeMalach *et al.* 2016). En cas de ressource limitante asymétrique, comme la lumière, la quantité de ressource exploitée par unité de biomasse augmente disproportionnellement avec la taille ou la biomasse. En absence d'autres ressources limitantes, les individus au taux de croissance le plus important l'emporteront. Dans les cas de ressources symétriques, comme la plupart des ressources du sol, la quantité de ressource exploitée par unité de biomasse n'augmente pas avec la taille. Dès lors, les individus sélectionnés seront ceux qui peuvent croître,

survivre et se reproduire avec la plus faible disponibilité en ressource, c'est-à-dire ceux les plus efficaces à la conserver. Ceci correspond au R^* de Tilman (1986).

Bien que les théories exposées plus haut aient révélé d'importantes facettes des interactions biotiques, elles n'ont pas permis d'établir un gradient qui décrirait la sélection des caractéristiques individuelles le long de conditions biotiques. Or, il existe une propriété des communautés aisée à mesurer qui établit, dans n'importe quelles conditions abiotiques, un gradient biotique : la diversité. Pour une même surface et une même densité, une modification de la diversité entraîne un changement dans l'organisation des interactions. Premièrement, une variation de diversité des espèces entraîne une variation de leur abondance relative, et donc de l'intensité de mécanismes densité-dépendant. Elle représente aussi une variation dans la modalité des rencontres entre individus : en cas de plus forte diversité, la probabilité de cohabiter avec un individu de la même espèce diminue. Ceci implique une diminution potentielle du ratio entre compétition intra- et inter-spécifique. L'effet théorique de ce gradient sur les caractéristiques des individus peut être décrit à l'aide de scénarios.

Faible diversité

Lorsque les conditions abiotiques et l'absence de perturbations favorisent les individus d'une espèce en particulier, tout individu trop similaire, mais moins efficace, subirait une exclusion compétitive. Toutefois, l'installation d'espèces qui exploiteraient des ressources suffisamment différentes resterait possible (mécanisme stabilisant balançant le mécanisme égalisant). Dès lors, la nature de la ressource limitante déterminera les valeurs de traits des individus qui sortiront vainqueurs de la compétition, alors que des individus subordonnés seront sélectionnés pour leur distance fonctionnelle aux dominants. De manière probabiliste, cette sélection peut être représentée par les distributions de traits de la figure 1-4, panel droit. Dans ce cas, la sélection est très intense pour des individus aux valeurs extrêmes, sélectionnant une valeur de trait optimale selon la nature de la ressource limitante. La distribution des traits sous sélection devient asymétrique et pointue, avec une longue queue représentant les stratégies alternatives moins performantes.

Forte diversité

Si des conditions environnementales externes à la communauté ont limité la ou les espèces dominantes, de nouvelles espèces peuvent s'installer, menant à une diversité plus importante. Dès lors, la probabilité que les individus des différentes populations présentent des valeurs sélectives semblables est plus grande, les plus dominantes étant limitées, et les moins performantes étant statistiquement moins en contact avec celles-ci. En effet, la probabilité d'être en compétition avec des individus plus performants que soi pour les mêmes ressources diminue, permettant une multiplication des stratégies viables, mais aussi possiblement une certaine redondance fonctionnelle (figure 5b). L'augmentation du nombre d'espèces, et donc de stratégies, augmente la dispersion des distributions des traits sous sélection de la communauté. Celles-ci sont plus symétriques et plus aplaties, car la sélection ne favorise plus une valeur extrême dominante.

Nous pouvons conclure deux choses de ces scénarios : la faible variation de la moyenne des distributions de trait dans les communautés le long du gradient biotique, et l'importance de la forme des distributions. Si notre cadre théorique est adapté à la description de la sélection le long d'un gradient de diversité, il implique que la valeur moyenne pondérée des traits des communautés n'est pas une information suffisante pour intégrer les interactions entre espèces dans les modèles de prédiction. De plus, il attire l'attention sur une composante nouvelle, qui commence à être explorée : l'importance des formes de distribution de traits comme indicatrices des modalités de sélection.

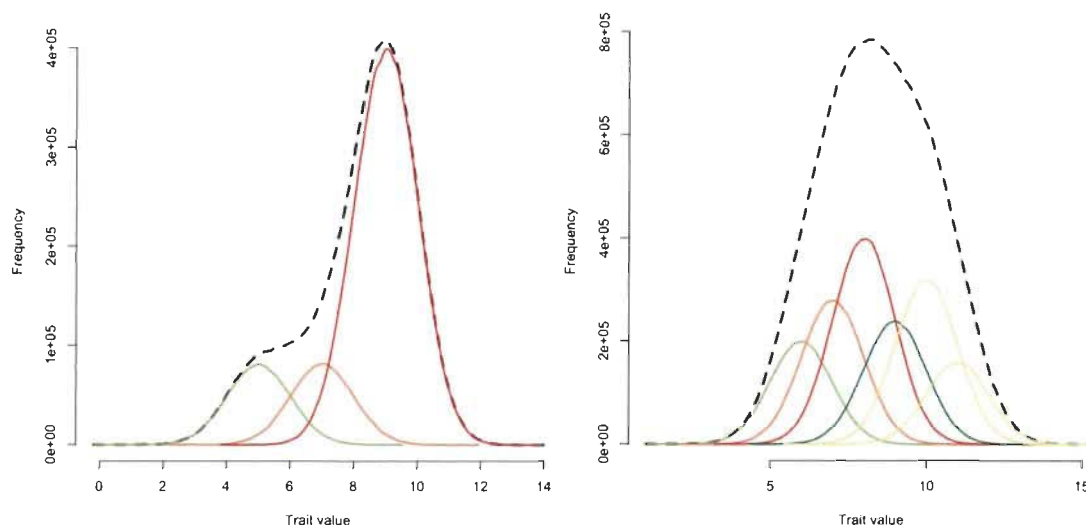


Figure 1-4 : Cas hypothétique de deux communautés, (a) étant peu diversifiée et (b) possédant 6 espèces. Les différentes couleurs représentent les fonctions de densité des différentes espèces, et la courbe noire représente la distribution du trait dans la communauté.

1.2. Les formes de distribution : intégrer les abondances et les niches spécifiques

La partie précédente montre que la forme des distributions de traits devrait permettre de capter les processus à l'œuvre le long d'un gradient de diversité. L'usage des moments de distribution a d'abord été envisagé afin de comprendre les processus sélectifs à l'œuvre le long de gradients de diversités répliqués. Gross et al. (en préparation) montrent le potentiel de cette approche pour classifier les communautés en fonction des différents filtres qui les façonnent. Néanmoins, cette approche phénoménologique présente plusieurs lacunes.

Il est fort probable que plusieurs processus mènent aux mêmes formes de distribution. Ainsi, une distribution asymétrique peut représenter une asymétrie compétitive sur des ressources non-linéaires, mais aussi une capacité de dispersion inégale entre les espèces, une modification environnementale en cours ou encore une représentation inégale de ressources pour lesquelles certaines espèces sont spécialisées

(Enquist *et al.* 2015, Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017). Comme dans bien des tentatives de construire des explications ad hoc à un indice phénoménologique, le mécanisme est presque intouchable. Il ne nous a de ce fait pas paru souhaitable de continuer la recherche de mécanismes de densité dépendance en se basant sur les distributions de traits.

De plus, les moments des distributions représentent certaines faiblesses méthodologiques. Comme souvent lors de l'utilisation d'indices, l'incertitude autour des moments n'est pas prise en compte. Suivant les décisions statistiques postérieures, cela peut faire exploser l'erreur de type I, rejetant l'hypothèse nulle de la production des données sans que le processus que l'on teste ne soit à l'œuvre. De plus, une approche basée sur des indices ne représente pas un *processus générateur de données*. En cela, malgré la compréhension du monde qu'il peut apporter, il ne permet pas directement de définir un cadre stochastique qui permet de générer les distributions de trait observées.

1.2.1. *Aller chercher la sélection où elle se trouve*

Nous avons choisi de rechercher les pressions de sélection reliées à la diversité à travers la réaction des espèces dominantes au gradient intra-écosystèmes de diversité. On peut considérer que i) la sélection détermine la performance d'individus en fonction des stratégies d'histoire de vie qu'ils exhibent, ii) que les traits fonctionnels sont à même de représenter ces différentes stratégies et si iii) les individus à l'intérieur d'une espèce ont des stratégies et des traits plus similaires que ceux entre espèces. Dans ce cas, les espèces devraient avoir des réactions particulières le long d'un gradient de diversité. S'il est couramment accepté que la plasticité des espèces joue un rôle dans la coexistence (e.g. Hart *et al.* 2016), peu d'études se sont intéressées à quantifier concrètement la réponse des espèces (mais voir Hennion *et al.* 2016). Cet aspect est majeur car il représente la manière dont les espèces s'agencent dans l'espace fonctionnel en réponse à un partitionnement différent de celui-ci par un nombre différent d'espèces. Cette capacité à répondre à des conditions biotiques différentes est un des fondements conceptuels de la théorie moderne de l'évolution (DeWitt 2016), et peut mener à de nouvelles considérations à propos de l'évolution de la plasticité chez les plantes (Grenier, Barre & Litrico 2016) et à la diversification des réservoirs régionaux d'espèces (Waterway *et al.* 2016).

Nous pouvons illustrer cette réflexion par quelque cas de figures, qui pourraient être généralisables, et dont on trouvera des exemples dans l'article ci-après. Une espèce monopoliste pourrait dominer lorsque croissant en conditions favorables, par une convergence des stratégies individuelles vers des ressources qu'elle exploiterait supérieurement. Lors de conditions moins favorables, elle pourrait se diversifier pour exploiter différentes strates et ne plus se concentrer sur des ressources particulières, soit moins abondantes, soit trop risquées (face à un nouveau compétiteur supérieur, ou à un risque de broutement). À l'inverse, une espèce subordonnée, avec une faible habilité compétitive, serait capable de se maintenir tout le long du gradient de diversité si elle possédait une stratégie suffisamment différente des espèces monopolistes. Toutefois, si les conditions devenaient favorables pour des espèces proches d'elles, elle aurait peut-être moins de latitude dans les ressources qu'elle exploite, des espaces de niches auparavant libres étant comblées avec l'augmentation du nombre d'espèces qu'elle côtoie.

Dans ces expériences de pensée, les deux propriétés des populations déterminant la structure des communautés devraient varier : la performance, et potentiellement l'abondance des différentes espèces, ainsi que les valeurs de traits qu'elles exhibent. Dans l'article qui suit, nous avons choisi de modéliser directement la réponse des niches spécifiques le long du gradient de diversité, dans quatre marais aux conditions de productivité contrastés. En considérant les niches comme pouvant être représentées par des distributions paramétriques appropriées, il est possible de modéliser les variations de différentes propriétés des distributions comme étant le résultat d'équations déterministes. L'approche de modélisation hiérarchique, avec ce qui est souvent appelé des effets aléatoires, permet de modéliser de manière structurée et efficace les réponses des distributions de traits au niveau de l'écosystème, de la communauté ou de l'espèce. Cette approche représente un processus générateur de données, car il permet de formuler un cadre depuis lequel les données observées peuvent être simulées et potentiellement reproduites.

1.2.2. *Et la valeur sélective?*

La majorité du temps, les écologistes des communautés préfèrent la notion de filtre à celle de sélection. Après discussions, il semblerait que la sélection soit l'apanage des écologues des populations, qui ont des mesures propres de l'avantage évolutif et de sa variation avec l'environnement. Il a même été récemment montré que l'approche classique des filtres, tel que décrit par une relation trait-environnement, pouvait ne pas rendre compte d'un aspect fondamental de la sélection : la survie (Laughlin *et al.* 2018). Pourtant, il est maintenant admis que le rapprochement entre les concepts à l'échelle des populations et des communautés doit être articulé de manière cohérente (Salguero-Gomez *et al.* 2018). Ceci est d'autant plus important qu'il est dorénavant admis que des processus prenant place à l'échelle écologique influent sur la sélection naturelle prenant place à l'intérieur des populations, et que cette sélection génétique influe en retour les processus d'assemblage des communautés (Post & Palkovacs 2009).

L'approche prise dans le présent projet consiste à se rapprocher de la sélection en comprenant comment les individus sont sélectionnés. L'idée est que si un processus déterminant l'assemblage des communautés le long d'un gradient biotique de richesse en espèce a des conséquences au niveau populationnel, que ce soit en termes de performance ou en termes de plasticité phénotypique, un tel gradient est à même d'avoir des conséquences évolutives pour les populations. Nous nous attendons à ce que la sélection des individus le long d'un gradient biotique provoque des signatures mesurables à l'échelle populationnelle.

Conceptuellement, une même performance reproductive peut émerger de deux stratégies différentes dans un paysage. Si les individus d'une espèce peuvent ajuster leurs combinaisons de trait afin de se maintenir lorsque les conditions d'interactions qui déterminent leur environnement changent, alors on peut s'attendre à observer des déformations des distributions de trait de l'espèce le long du gradient biotique. La sélection de la plasticité représentant toujours un coût (Grenier, Barre & Litrico 2016), nous pouvons faire l'hypothèse qu'une espèce ne peut pas être simultanément monopolisatrice et adaptée à toutes les conditions biotiques. Si, dans le cas contraire, une

espèce est à même de monopoliser l'espace et les ressources dans des conditions favorables, on peut faire l'hypothèse qu'elle ne peut maintenir un tel avantage en terme de performance lorsque les conditions varient.

En l'état, la performance des populations est mesurée par la densité des individus des espèces d'intérêt. Ceci peut représenter une mesure douteuse de performance quoique la reproduction végétative par la production de nouveaux ramets soit clairement majeure dans les écosystèmes étudiées (<8% des individus récoltés se reproduisaient sexuellement). Néanmoins, dans un futur proche, toutes les biomasses individuelles auront été mesurées et permettront d'avoir un indice de performance individuelle, et peut-être un indice plus rigoureux de la performance des populations. En alliant les mesures de croissance et de densité, il sera possible de tester des hypothèses plus claires concernant les processus densité-dépendant sous-jacent au gradient de diversité.

Chapitre 2. Article

Research paper

Running head: Within ecosystem filtering

Title: From plant populations to communities: using hierarchical trait environment relationships to reveal within ecosystem filtering

Authors: Lucas Deschamps^{1*}, Raphaël Proulx¹, Guillaume Rheault¹, Nicolas Gross², Yoan LeBagousse Pinguet³, Vincent Maire¹

Address:

1 Département des sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois, Rivières, Trois Rivières, Canada

2 INRA, USC1339 Chizé (CEBC) 79360, Villiers-en-Bois, France;

3 CNRS, UMR CNRS 7263 / IRD 237, 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

* **Corresponding author:** lucas.deschamps2@gmail.com

Webmail: vmair24@gmail.com, raphael.proulx@uqtr.ca, nicolas.gross@cebc.cnrs.fr, y.b-pinguet@orange.fr, guillaume.rheault@uqtr.ca

Word count:

- Abstract: 271/300 Main body: 4861
- References: 54/50 Figures+Tables: 5/8

Keywords: Alpha diversity, Environmental filtering, Functional traits, Intra-specific variation, Demography, Density-dependent mechanisms, Community ecology, Hierarchical models

Abstract

Explaining the existence of highly diverse plant communities under strong abiotic filtering is a long-standing challenge in ecology. Hierarchical aspects of abiotic and biotic filters are rarely taken into account and studies focus mainly on community-level aggregated patterns. Because variations in biotic conditions might take place in short abiotic gradient and within the tolerance of species in regional pool, it is likely that biotic filtering will select individuals within species and adjust population characteristics. To challenge this idea, we replicated a diversity gradient in four highly contrasted wetlands with an almost complete species turn-over, sampling individuals in communities irrespective of their taxonomic identities or status. Using hierarchical distributional modelling, we analyzed the variation of the mean and dispersion of functional trait space at the ecosystem, community and species level. We found that the abiotic differences between ecosystems filtered species contrasted in their growth/nutrient conservation trade-off, while within ecosystems community variation were mainly due to the partitioning of the canopy and the fine scale adaptation to light conditions. We found strong species-specific functional and demographic responses of dominant species along the diversity gradient, especially for traits linked to biomass and space occupation. Two contrasted strategies emerged, with species using plasticity to maintain equally dense populations, while others used plasticity to become overwhelmingly abundant when in favorable conditions. Our results demonstrate that within ecosystems, variation in biotic conditions selects individuals within populations, revealing the importance of phenotypic variation for a species to be maintained in more or less diverse communities. Because phenotypic variations are related to demographic responses, it offers a way to link the study of species diversity and evolutionary dynamics.

Introduction

Environmental selection of individuals growing in plant communities is described as a hierarchical succession of abiotic and biotic filters (Lortie et al. 2004, HilleRisLambers et al. 2012). Consequences of these filters have been greatly unraveled using functional traits, which are measurable characteristics of individuals linked to their fitness (Violle et al. 2007). When aggregated at the community level, the response of trait values to environmental gradients is the most widely used tool to reveal how different environments filter individuals for their ability to exhibit traits allowing them to grow under a given set of conditions and resources (thereafter summarized as “ecological constraints”). The *directionality* of the filtering describes the displacement of the mean value of the trait to cope with the set of ecological constraints occurring along an environmental gradient. The filtering *intensity* occurs when constraints at a given position along the environmental gradient reduce or enlarge the envelope of trait values allowing individuals to grow and reproduce (Laughlin and Joshi 2015). The former process is tackled with the community-aggregated average, while the latter is studied with the statistical dispersion (thereafter called “dispersion”). Variation in community mean and dispersion might be due to species sorting, change in species relative abundances or even intra-specific responses (De Bello et al. 2012, Bjorkman et al. 2018). This trait-environment approach successfully allowed understanding the main abiotic drivers of functional traits (Maire et al. 2015), predicting species turn-over across ecosystems (Shipley 2010, Maire et al. 2012), and revealing the variation of principal biotic mechanisms in play in different ecosystems characterized by contrasted abiotic conditions (Hulshof et al. 2013, Berdugo et al. 2018). Because filtering acts on individuals, it remains unclear if the information carried by community level traits is sufficient to understand the constraints driving trait assembly, especially within ecosystems where abiotic gradients might not be sufficient to exceed species tolerance.

Local ecological interactions (e.g., intra- and inter-specific competition, facilitation, enemy-release) also shape the direction and intensity of filtering within ecosystems. Within ecosystems, the relative importance of abiotic filtering likely decreases in comparison with biotic filtering (Chalmandrier et al. 2017). Directionality may occur

when relative fitness advantage of species vary, displacing the community trait mean toward the most competitive strategy in case of competitive hierarchy (Kunstler et al. 2012), or toward the center of a multimodal distribution when different equivalent strategies coexist (Le Bagousse-Pinguet et al. 2016). Filtering intensity will decrease when the dispersion of trait values is modulated by competitive exclusion (Mayfield and Levine 2010), or by limit-to-similarity process forcing plants to exploit different strategies to balance intra- and inter-specific competition (Grime 2006, Gross et al. 2013). To study the response of directionality and intensity to biotic filtering strength, one would require an environmental gradient that is methodologically feasible, biologically sound and independent from other environmental gradients. Rarely these considerations have however been applied in the literature to study environmental selection in natural ecosystems.

For a given community trait distribution, filtering may still operate at the species level. Both directionality and intensity of filtering may be used to describe the niche of species (Austin and Smith 1989). Individuals of different populations may tend to exhibit different mean trait values depending upon the competitive advantage it provides (Weiner and Thomas 1986). The dispersion of species traits may be contracted, when individuals tend to exploit the same specialized resources and limit overlap with neighbors (Violle et al. 2012, Hulshof et al. 2013), or dilated when neighbors vary in strategies, potentially avoiding competition between very similar conspecific or to limit between species differences in fitness (Le Bagousse-Pinguet et al. 2014).

Such changes in species trait distribution may have two demographic consequences, as described by Richards *et al.* 2006. *Jack-of-all-trade* strategists described species that exploit their intra-specific variations to maintain their demography through contrasted environmental constraints. Such species will be as dense when dominating a community as when coexisting in diverse ones. *Master-of-some* would instead take advantage of more favorable environment to dominate and maintain higher demographic rates, and will be denser in dominated communities than in more diverse ones. While it has already been demonstrated that accounting for intraspecific trait variation allowed to detect community

level patterns potentially linked to biotic interactions (Siefert et al. 2015, Chalmandrier et al. 2017), few studies explored the way intra-specific variation might shape community functional structure.

Directionality and intensity needs to be studied on multiple traits that describe ability of individual to cope with changes to environmental (biotic and abiotic) constraints.. It has been shown that variation of distinct traits takes place at different levels of biological organization (de Bello et al. 2013, Siefert et al. 2014), and that uncorrelated sets of functional traits rely to different resources and filtering processes (Maire et al. 2012, Maire et al. 2009, Pontes et al. 2015). Indeed, the multidimensionality of their ecological niches allows individuals to be adapted to multiple environmental constraints (Cornwell et al. 2006). To better understand species selection within communities, we need therefore to select a set of traits representing the different functional niche dimensions of individuals.

To explore consequences of successive abiotic and biotic filters on species assemblages, we designed an original hierarchical approach that disentangles consequences of filtering at the species, community and ecosystem levels. We first selected wetland ecosystems characterized by highly contrasted site pH, but within the same climatic envelope. Within each ecosystem, we selected natural communities along a species diversity gradient, from mono-dominated to highly diverse communities, which minimized for differences in abiotic conditions (Rheault et al. 2015). Because diversity gradient is known as the result of different modalities of species interactions (Chesson 2000, Levine and HilleRisLambers 2009) and resource partitioning (Tilman et al. 1997b), and is consequently thought as an important driver of ecosystem functioning (Tilman et al. 1997a), we choose it to describe potential variations in biotic filtering. Plant ramets were sampled irrespective of their taxonomic identity to both study the community distribution and capture the role of phenotypic variation in the local selection processes. We formulated models with explicit parameters for mean and dispersion of community and species distribution of key functional traits known to be related to nutrient immobilization and light acquisition and processing. Accounting for differences between ecosystems, we tested through modeling of community trait distribution (1) where biotic

filtering could be more accurately detected: community or species level, or said differently, what is the role of intra-specific variation in fine-scale community assembly; (2) if the response is trait-dependent; and (3) if species exhibited contrasted growth strategies in response to biotic filtering, linking functional trait responses to population fitness variation. Along the pH gradient, we assumed that traits linked with nutritive stress response (e.g. LDMC, SLA) would follow a directional filtering at community level, displacing community mean and dispersion. In contrast, along the diversity gradient at species level, we expect traits linked with competitive ability for light capture and space occupation strategy (e.g. LA, EL) to respond stronger than other traits.

Material and Methods

Study sites

In the lowland of the Fleuve St-Laurent in Eastern Canada, a diversity gradient of eight communities were replicated in four highly contrasted wetland ecosystems (total number of communities = 31, with only seven plots sampled in the wet meadow). Every ecosystem was situated in the same climatic envelope (mean annual temperature = 5.4°C, mean annual precipitation = 1030.5mm, mean length growing season = 112 days) and within an acidic regional context due to the proximity to the granitic Canadian shield. These ecosystems are ranked along a fertility gradient (soil pH as proxy, Fig. S1a), and characterized as bog (Lac-à-la-Tortue, 46°33'15"N 72°39'46"W), fen (Red-Mill, 46°25'38.9"N 72°29'46.6"W), wet meadow (SCIRBI, conservation society, 46°04'12.9"N 73°10'11.1"W) and fluvial marsh (Maskinonge, 46°11'39.1"N 72°59'58.7"W). Within each site, we selected communities of similar area to build a species richness gradient. The gradient ranged from two species to highly diverse community (up to 16 species, Fig. S1b) and were of comparable range between sites (Fig. S1b). Importantly, there was no relationship between soil pH nor ramets density and species diversity of communities within and among ecosystems (Fig. S1c and d), and the design has been thought to minimize abiotic differences within ecosystems (Rheault et al. 2015).

Vegetation sampling

Within each community, we sampled 80 individuals, irrespective of their taxonomic characteristics, with at least two mature leaves and during two sampling campaigns (from the 14th of June to the 5th of July and from the 22th of August to the 3rd of September 2016). The method of point-plant distance sampling was used and simultaneously realized by two independent harvesters, each one directed by successive random bearings and distances. When approaching from the edge of the community, the harvester bounced with an angle of 45° toward the plot. At the point determined by those indications, the closest mature plant was harvested, and its distance to the point measured. Plant density within communities were computed using the following equation, where $dens_p$ is the density in

individuals/m² of plot p , n the number of individuals harvested in the plot, and d_{pi} the distance, in cm, between the point and the individual i of plot p :

$$dens_p = \frac{1}{10000} \frac{\sum_{i=1}^n d_{pi}^2}{n}$$

Trait measurements

We selected a set of plant functional traits that are linked to different biological functions and covary along different dimensions of the species niche (fig. S2). Leaf Area (LA) and Extended Length (EL) and leaf angle are linked to the space occupation strategies that are used to compete for light interception (Hikosaka & Hirose 1997, Weiner & Thomas 1986), while superficial chlorophyll content represents the fine scale adaptation to optimize light utilization by the leaf (Kull & Niinemets 1998). All these traits are also components of the leaf energy balance that regulates leaf temperature and biochemical processes. Leaf dry matter content (LDMC) and flavonoid content are related to nutrient conservation, involved in response to stress and/or herbivory (Hodgson *et al.* 2011, Izaguirre *et al.* 2007). Specific Leaf Area (SLA) directly scales with the relative growth rate of individuals in herbaceous ecosystems (Garnier *et al.* 2004, Poorter *et al.* 2012). LA, LDMC and SLA were measured following the protocols described in (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), on the last mature leaf of plants. EL is the length of individuals from the ground to the edge of their deployed leaves, in cm. Superficial chlorophyll content is the concentration of chlorophyll in the leaf epidermis (µg.cm⁻²), and flavonoid content is an index of flavonoids concentration in this superficial layer, which is related to phenol accumulation and UV protection. Both were measured using a portable Dualex device (Force-A, Orsay, France), which uses a combination of fluorescence signals at various excitation band to quantify pigments and chemical compounds. This method have been successfully used to follow the phenology of leaf and individuals (Mattila *et al.* 2018), as the response of leaf metabolism to nutrients (Scogings 2018) or light manipulation (Agati *et al.* 2011). The relationships between superficial chlorophyll content and total chlorophyll extracted with methanol are presented by fig. S3.

Data analysis

Our aim is to explain how plant trait varies along environmental gradients and test if the variation of the mean and dispersion of trait values observed at community and species levels is related to differences in the number of species present in the community. We explored this principle across a series of traits to evaluate if the filtering has differently acted on traits.

The bayesian distributional modeling framework has been used to model the community and species trait distribution (Rigby and Stasinopoulos 2005). This framework allows modeling each parameter of a given probability trait distribution by an independent equation, thus relaxing the fixed dispersion assumption classically stated in the GLM framework (Smyth 1989, Cepeda-Cuervo 2015). We modeled the distribution of traits at the community and the species level with two parameters distributions. *Gamma* distribution parameterized in terms of mean (μ) and dispersion (ϕ) have been used to model traits with strictly positive distribution (all but LDMC). As being distributed on $[0,1]$ interval, LDMC has been modeled as a *beta* distribution parameterized by the mean (μ) and precision (ϕ) (detailed equations in appendix A). Importantly, the statistical dispersion defined in this statistical framework is not spuriously linked to the number of species in community, as explained in Appendix C.

Posterior distributions of parameters have been sampled by four independent chains using the *No-U-Turn Sampler* implemented in *stan* through the *R* package *brms* (Bürkner 2017). Careful attention has been paid to built-in diagnostics to avoid divergent iterations and ensure chains convergence. Then, every chain and every posterior distribution have been checked visually, and visual posterior-predictive checks have been performed to ensure that models captured features of the data (Appendix A).

Models have been compared by the mean of weights based on the stacking of predictive distribution. With this method related to Bayesian model averaging, model weights were estimated to maximize leave-one-out predictive density of a complete model containing all sub-models (Yao et al. 2017). The higher the weight of a model was, better

were the predictions of future data. It represents one of the less biased and less sensible to overfitting method in Bayesian model selection, and includes uncertainty about every model during weights computation (Yao et al. 2017).

To explore the directionality and intensity of filtering at the community level along the diversity gradient, we used all available data ($n = 2480$). The most complex model (M3d) describing the distribution from which the trait value of the i th individual, y_i , is drawn, was written as follows:

$$y_i \sim f(\mu_i, \phi_i)$$

$$g_1(\mu_i) = \beta_0 + \beta_{C2} + \beta_{Ee} + \beta_{Pp} + \beta_{1Ee} \text{diversity}_p$$

$$g_2(\phi_i) = \gamma_0 + \gamma_{C2} + \gamma_{Ee} + \gamma_{Pp} + \gamma_{1Ee} \text{diversity}_p$$

$f()$ is a probability distribution parameterized in term of μ and ϕ , while $g1()$ and $g2()$ are link functions. β_0 and γ_0 are intercepts for the first sampling campaign, while β_{C2} and γ_{C2} are the deviations for the second sampling campaign for the mean and the dispersion of the distribution, respectively. β_{Ee} and β_{Pp} are deviation parameters describing how the mean of each ecosystem e and plot p differ from the overall mean of each campaign. γ_{Ee} and γ_{Pp} are intercepts describing the differences of dispersion. β_{Pp} and γ_{Pp} are treated as hierarchical parameters, normally distributed with estimated variances. β_{1Ee} and γ_{1Ee} are the ecosystem-specific slopes describing the effect of an increase of one species on the mean and dispersion of community trait distribution, respectively.

To describe the consequences of a variation in species diversity on community trait distribution, we put four models in competition. The reference model, Mcom0, described trait distributions of each plot as a series of intercepts. Mcom1 included a slope per ecosystem describing the link between species diversity and the mean of the community trait distribution, while Mcom2 included a slope linking species diversity to trait dispersion. Mcom3 included both slopes, assuming that biotic filtering exhibited both directionality and varying intensity.

To analyze consequences of the number of species in community on species trait distribution, we used a subset of data, containing only the individuals of 11 species ($n = 1045$). To be selected, these species had to be dominant when they occurred in poorly diverse plots and growing in communities along the entire diversity gradient of their ecosystem. The most complex model determined both niche mean and dispersion as a function of intercepts and diversity, with equations for μ and ϕ :

$$y_i \sim f(\mu_i, \phi_i)$$

$$g_1(\mu_i) = \beta_0 + \beta_{C2} + \beta_{Ee} + \beta_{Pp} + \beta_{Ss} + \beta_{1Ss}diversity_p$$

$$g_2(\phi_i) = \gamma_0 + \gamma_{C2} + \gamma_{Ee} + \gamma_{Pp} + \gamma_{Ss} + \gamma_{1Ss}diversity_p$$

With β_{Ss} and γ_{Ss} being species-specific deviation parameters for mean and dispersion, and β_{1Ss} and γ_{1Ss} species-specific slopes between species richness and mean and dispersion, respectively. They are all hierarchical parameters distributed multinormally with estimated covariance matrix.

The reference model, Msp0, contained only the series of intercepts, while Msp1 contained a slope per ecosystem linking both species mean and dispersion to species richness. Msp2 included a slope per ecosystem for dispersion, but a slope per species linking diversity to species mean trait value. The more complex model, Msp3, allowed mean and dispersion of each species to move idiosyncratically with the number of species with which they grow.

To explore the strategies of species to cope with variation in biotic conditions, and their potential impact on fitness, we summarized for each species the traits and the density responses. Given the importance of vegetative reproduction in wetlands, we considered density as a good proxy of species demographic performance (7.9% of our individuals were harvested with flower or fruits). To explore responses of species relative density along the diversity gradient, we estimated a hierarchical model including a series of intercepts for campaigns, ecosystems and species identity, and a slope per species linking taxonomic diversity of each plot to the relative density of the species of interest. Species

intercepts and slopes were distributed multinormally with estimated covariance matrix. Adapting the framework presented by (Richards et al. 2006), we considered a dominant species with high density in poor communities and low density in rich communities as exhibiting a “master of some” strategy, with plasticity used to take overwhelming advantage when in favorable conditions. A plastic species maintaining its density equal all along the diversity gradient was considered as a “jack-of-all-trades” strategist, potentially using plasticity to cope accurately with multiple conditions.

Results

Community level response to the environmental gradient among ecosystems

Both mean and dispersion of traits distribution varied among ecosystems for every trait but LDMC, with the best models being the one containing intercept for each ecosystem for both aspects of trait distribution (Fig 1 a and b, Tab S1). While mean and dispersion of traits related to space filling and light acquisition (EL, LA and SLA) increased monotonically along the pH gradient, the mean of traits related to nutrient conservation (LDMC and flavonoids) decreased in ecosystems with higher pH (Fig. 1, Fig. S4). Dispersion of flavonoid values increased along the pH gradient, while model including a varying dispersion of LDMC distributions among ecosystems was not better than the one with varying means only. Leaf angle and chlorophyll content both varied in mean and dispersion between ecosystems, but without ordered pattern along the pH gradient (Fig. S4).

Community level response to the plant diversity gradient within ecosystems

We detected community level responses to diversity for both mean and dispersion for functional traits in every aspect of plant strategies. Light interception traits (EL and LA), SLA, leaf angle and nutrient conservation traits (LDMC and flavonoids content) were all best predicted by modelling mean and dispersion (tab. 1). Chlorophyll was best predicted by modelling only the mean parameter (tab. 1).

Community functional distributions followed both general and system specific responses. Mean of traits related to space and fine scale light utilization responded in every ecosystem but the wet meadow, suggesting that the number of species in communities imply a directional filtering toward particular values. Both mean and diversity of SLA increased with species richness in every ecosystem, suggesting a great importance of fine scale light conditions and growth trade-offs (tab. 2). In the harshest ecosystems, the bog and the fen, plants were taller in more diverse communities, but with lower LA, while having more dispersed trait values on both traits. Interestingly, their leaves presented less chlorophyll per surface, while being also more variable. LDMC and flavonoids distributions were more variable in more diverse communities only in these ecosystems, suggesting that assemblage of more diverse communities filtered for different strategies of nutrient conservation. In the wet meadow, only SLA responded to the diversity gradient, suggesting a lower importance of space, light and nutrient acquisition. In the fluvial marsh, plants were both smaller and with smaller leaves in more diverse communities, but also more variable. Richer communities presented also more variable chlorophyll content and leaf angle distribution, suggesting canopy partitioning and adjustment to fine scale light conditions.

Species level response to the plant diversity gradient within ecosystems

We detected in every ecosystem two contrasted species responses to the diversity gradient. The first, “Jack-of-all-trade” strategy consisted in species with fixed or slightly increasing median relative density all along the diversity gradient, but with deformed trait distributions (Fig. 2, left part of the panel). This deformation occurred both on mean and dispersion of light and space acquisition related traits, with the best out-of-sample predictions of EL, LA and SLA provided by the model with species-specific slopes within each ecosystem (Tab. 1). For example, *Typha latifolia* exhibited lower and less variable LA in richer fluvial marsh communities, with a median leaf measuring $73.9 (\pm 45.4) \text{ cm}^2$ when growing with 2 species and $56.8 (\pm 30.1) \text{ cm}^2$ when growing with 14 species (Fig. 2). However, in the wet meadow, *Lythrum salicaria* trait mean and dispersion and density remained unchanged along the diversity gradient. Conversely, “Master of some” strategies

were detected when dominant species were highly dense in taxonomically poor communities, but were less dense in richer communities. Species showing density response may or may not have been plastic responses depending on the trait but tended to present more dispersed trait distribution. For example, in the fen, there was in average 640 (± 70) *Carex oligosperma* individuals per m² in 5 species communities, and 66 (± 4.4) individuals in 14 species communities. Interestingly, *C. oligosperma* LA, SLA, LDMC and leaf angles were more variable in richer communities, while chlorophyll was less variable. It is worth noting LDMC and chlorophyll species dispersion were best predicted by a common slope shared by species within each ecosystem (tab. 1).

Discussion

We detected change to the distribution of functional traits, in both direction and intensity, along a gradient of plant diversity replicated in four highly contrasted ecosystems filtering for different trait distributions. Such biotic filtering structured trait variation at the community and species levels on respective dimensions of plant strategy. Our study reveals that multiple mechanisms detectable at different levels of biological organization are concomitantly at play to shape the distribution of traits along environmental gradients. This echoes recent studies showing that the drivers of trait variations may not be the same while looking within and between species (e.g. Anderegg et al. 2018), or while sampling at different spatial scales (Messier *et al.* 2016). However, our study is the first one to structure the different levels of trait variation within a common statistical framework and to show *in-natura* that the within-species variation can be strongly structured by biotic interactions.

Our results revealed two sets of traits each responding at a specific level of biological organisation: across ecosystems, every trait was better predicted by including ecosystems identity for mean and dispersion, some of them showing directional and intense filtering in line along the soil fertility gradient. Mean traits related to space occupation (EL, LA) and to nutrient acquisition (LDMC and flavonoids content) increased and decrease from less to more fertile ecosystems, respectively. Selection intensity showed an opposite pattern, trait dispersion of EL, LA and flavonoid increasing.

Dispersion of LDMC tended to decrease in more fertile ecosystems (Fig S4), but this was not supported by model selection. These results are coherent with known functional trade-off between nutrient conservation and growth along fertility gradients (Jager et al. 2015), along which plants selected in the more fertile ecosystems are the ones with the lowest investment in leaf longevity but with the greatest ability to compete for space (Grime 1977, Wright et al. 2004). On the contrary, while an almost complete turnover of species drove differences between ecosystems, SLA and fine-scale light acquisition traits (chlorophyll content, leaf angle) did not show clear patterns across ecosystems. Within ecosystem, filtering along the species diversity gradient selected individuals from a common species pool particular to each ecosystem. Filtering intensity was observed with an increase of the dispersion of trait values for traits related to every functional axis. Within species, filtering intensity was particularly associated with EL, LA and SLA, only. This suggests that biotic interactions have particularly constrained species to deform their niches within their phenotypic plasticity to adapt to changes in space and/or light resources.

Communities' trait distribution revealed both filtering directionality and intensity along the diversity gradient (Table 2). Both in nutrient-poor and in nutrient-rich ecosystems, less diverse communities exhibited mean leaves with less area per gram than in less diverse ones. This reveals that individuals exhibited more long-life, robust and uniform leaves when neighbors were conspecific. Most of the time, these individuals were graminoid-like species with self-supported great leaves (e.g. *Typha* in nutrient rich ecosystem, *Eriophorum* and *Carex* in nutrient-poor ecosystem). With increasing species diversity, individuals were, on average, longer and exhibited, smaller and lower chlorophyll-investment leaves, and were especially characterized by more heterogeneous leaves when neighbors are heterospecific. Such trait response likely resulted from trade-offs in resource allocation to adapt to light conditions: light capture (high SLA, low chlorophyll) vs light use (opposite syndrome). This is well-known that competition for light structures plant communities in nutrient-rich environments but this has rarely been highlighted in resource-poor environments (but see Wiktor and Diggelen 2004). While responding mainly to the abiotic gradient across ecosystems, LDMC showed also a biotic filtering which was more intense in less diverse communities, particularly in acidic

ecosystems. While the statistical dispersion of LDMC values increased with diversity in more acidic ecosystems, the mean remained stable. This suggests that a limit-to-similarity process takes place in these ecosystems relatively to the way nutrients are conserved, coexistence in diverse communities being based upon a long-term partitioning of soil resources (McKane et al. 2002, Gubsch et al. 2011), with a non-detectable selection for a value conferring disproportional fitness advantage.

At species level, functional responses to diversity went through the adjustment of both the mean and the dispersion of their trait values. Importantly, we show that idiosyncratic behaviors characterised the species level compared with the community level. These strong responses allow stating that intra-specific variation was a major specific characteristic to deal with biotic constraints. We showed that more important than the extent of this variation in a community, the ability of species to exploit different regions of the functional space is fundamental to allow coexistence. Species particularly adjusted their space and light related trait distributions, suggesting that their position in the canopy or their light interception are strongly related to the number of species with which they grow. In our study, we showed that dominant species might simultaneously present two strategies when growing with a different number of species. The first one is exemplified by *Acorus calamus* individuals which had far more similar LA and EL when dominant than when coexisting with 16 species, and this in two different ecosystems. At the contrary, *Typha latifolia*, which can also form almost monospecific stands and coexists with *A. calamus* in the more diverse communities, is both smaller and less diverse when growing with a higher number of species.

To understand the co-occurrence of both increasing and decreasing dispersion of dominant species trait distribution along the diversity gradient, we turn our attention on coexistence theories considering demography of coexisting species. Commonly, an adjustment of species distributions is expected to limit a species similarity with potential competitors (decreasing dispersion and overlap, Grime 2006, Violle et al. 2012), or to equalize fitness differences by presenting an especially adapted phenotype, with each species exploiting equally the same resources (increasing dispersion and overlap, Le

Bagousse-Pinguet et al. 2014). On the other side, phenotypic plasticity globally decreases the likelihood of long term coexistence by decreasing species-level differentiation and favoring abundant competitors (Hart et al. 2016). Based on our results, we argue that instead of being a signature of a given environment, these two processes act simultaneously in communities, but with different consequences depending upon the demographic strategy of coexisting species. This is coherent with population level frameworks concerning the role of phenotypic plasticity. Richards et al. (2006) described a framework opposing “Master of some” species vs. “Jack-of-all-trades” ones. The former are able to maintain demographic rates across various environmental conditions, while the latter used their intra-specific variation to take an disproportional advantage when in a favorable environment. Aggregating the signature of these two strategies in community-level indices, for example by using averaged trait overlap, might avoid detecting the underlying mechanisms of community assemblage. The averaging of contrasted patterns might lead to unclear or even flat patterns of trait variations, and would decrease our ability to understand how individuals are selected in communities, especially if one does not take demography into account. Our multi-level approach was able to detect both Master-of-Some and Jack-of-all-trades demographic strategies and that these strategies co-occurred within a given community and in all ecosystems.

Showing the importance of intraspecific variation to cope with biotic environment and its relation to demographic strategies, we highlight the potential evolutionary perspective of individual filtering during community assembly, and the need to bring concepts of community and population ecology closer. Hennion et al. (2016) showed that biotic filtering, represented as species diversity, was able to persistently alter the amine metabolic profile of a grassland species. Waterway et al. (2016) demonstrated that competitive interactions have driven the historical diversification of coexisting sedge species in fens. While it is regularly argued that the filtering of individuals within community is of evolutionary importance (Post and Palkovacs 2009), the joint study of population and community levels are rarely crossbred in community and functional ecology (Salguero-Gómez et al. 2018). Here, we show that using a hierarchical approach along an abiotic and an independent biotic gradient, we were able to better understand

how traits varied across scales. Filtering directionality and intensity occurred at each level of biological organization but on different dimensions of plant functional strategy: nutrient-acquisition / conservation trade-off across ecosystems, light-acquisition / utilization trade-off across communities, space positioning across species. Filtering intensity was a strong structuring factor across all levels and should be better considered separately at each of these levels rather than considered as a ratio (Violle et al. 2012). It is worth noting that statistical dispersion used to detect filtering intensity is preserved from spurious sampling effect related to the number of species in communities. Appendix C demonstrates that the mean deviation around the mean does not increase systematically with the number of species but becomes more accurately estimated. In summary, disentangling biological organisation levels and considering a rich set of traits representing different niche dimensions, allowed revealing the simultaneous selection pressures acting on individuals. By focusing on individuals, we were able to link within ecosystem population trait dynamics to two contrasted demographic strategies, highlighting the particular importance of intra specific trait variation for community assembly, and the potential evolutionary consequences of fine scale biotic gradients.

Acknowledgements

We thank Caroline Beaulieu, Ariane Bisson, Antoine Filion, Hugo Germain, Benjamin Gosselin, Annie Picard, Mélodie Plourde, Alexandre Proulx, Joannie Vertefeuille for their technical help during site sampling and laboratory analyses. We thank Marco Rodriguez for his help on statistical analyses and Fernando Maestre for his input. This study was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC-Discovery-2016-05716 and NSERC-Discovery-2016).

Literature cited

- Agati, G., Z. G. Cerovic, P. Pinelli, and M. Tattini. 2011. Light-induced accumulation of ortho-dihydroxylated flavonoids as non-destructively monitored by chlorophyll fluorescence excitation techniques. *Environmental and Experimental Botany* 73:3–9.
- Anderegg, L. D. L., L. T. Berner, G. Badgley, M. L. Sethi, B. E. Law, and J. HilleRisLambers. 2018. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters* 21:734–744.
- Austin, M. P., and T. M. Smith. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83:35–47.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., F. De Bello, M. Vandewalle, J. Leps, and M. T. Sykes. 2014. Species richness of limestone grasslands increases with trait overlap: Evidence from within- and between-species functional diversity partitioning. *Journal of Ecology* 102:466–474.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., N. Gross, F. T. Maestre, V. Maire, F. de Bello, C. R. Fonseca, J. Kattge, E. Valencia, J. Leps, and P. Liancourt. 2016. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Lavergne, C. H. Albert, I. Boulangeat, F. Mazel, and W. Thuiller. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps. *Ecography* 36:393–402.
- De Bello, F., J. N. Price, T. Münkemüller, J. Liira, M. Zobel, W. Thuiller, P. Gerhold, L. Götzenberger, S. Lavergne, J. Leps, K. Zobel, and M. Pärtel. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology* 93:2263–2273.
- Berdugo, M., F. T. Maestre, S. Kéfi, N. Gross, Y. Le Bagousse-Pinguet, and S. Soliveres. 2018. Aridity preferences alter the relative importance of abiotic and biotic drivers on plant species abundance in global drylands. *Journal of Ecology*:1–13.
- Bjorkman, A., I. H. Myers-Smith, S. C. Elmendorf, S. Normand, N. Rüger, P. Beck, A. Blach-Overgaard, D. Blok, J. Hans C. Cornelissen, B. C. Forbes, D. Georges, S. Goetz, K. Guay, G. Henry, J. HilleRisLambers, R. Hollister, D. N. Karger, J. Kattge, and P. Manning. 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* 562.
- Bürkner, P.-C. 2017. brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *Journal of Statistical Software* 80:1–28.
- Cepeda-Cuervo, E. 2015. Beta regression models: Joint mean and variance modeling. *Journal of Statistical Theory and Practice* 9:134–145.

- Chalmandrier, L., T. Münkemüller, M. P. Colace, J. Renaud, S. Aubert, B. Z. Carlson, J. C. Clément, N. Legay, G. Pellet, A. Saillard, S. Lavergne, and W. Thuiller. 2017. Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *Journal of Ecology* 105:277–287.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343–66.
- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87:1465–1471.
- da Silveira Pontes, L., Maire, V., Schellberg, J., & Louault, F. (2015). Grass strategies and grassland community responses to environmental drivers: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1297–1318.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M.-L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J.-P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194.
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255–260.
- Gross, N., L. Börger, R. P. Duncan, and P. E. Hulme. 2013. Functional differences between alien and native species: Do biotic interactions determine the functional structure of highly invaded grasslands? *Functional Ecology* 27:1262–1272.
- Gubsch, M., C. Roscher, G. Gleixner, M. Habekost, A. Lipowsky, B. Schmid, E. D. Schulze, S. Steinbeiss, and N. Buchmann. 2011. Foliar and soil $\delta^{15}\text{N}$ values reveal increased nitrogen partitioning among species in diverse grassland communities. *Plant, Cell and Environment* 34:895–908.
- Hart, S. P., S. J. Schreiber, J. M. Levine, and T. Coulson. 2016. How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology Letters* 19:825–838.
- Hennion, F., I. Litrico, I. V. Bartish, A. Weigelt, A. Bouchereau, and A. Prinzing. 2016. Ecologically diverse and distinct neighbourhoods trigger persistent phenotypic consequences, and amine metabolic profiling detects them. *Journal of Ecology* 104:125–137.
- Hikosaka K. & Hirose T. 1997 Leaf angle as a strategy for light competition: Optimal and evolutionarily stable light-extinction coefficient within a leaf canopy. *Écoscience*, 4:501–507, DOI: [10.1080/11956860.1997.11682429](https://doi.org/10.1080/11956860.1997.11682429)
- HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, and M. M. Mayfield. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 43:227–48.

- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... & Bogard, A. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?. *Annals of botany*, 108:1337-1345.
- Hulshof, C. M., C. Violle, M. J. Spasojevic, B. McGill, E. Damschen, S. Harrison, and B. J. Enquist. 2013. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science* 24:921–931.
- Izaguirre, M. M., Mazza, C. A., Svatos, A., Baldwin, I. T., and Ballare, C. L. 2007. Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. *Ann. Botany* 99:103–109.
- Jager, M. M., S. J. Richardson, P. J. Bellingham, M. J. Clearwater, and D. C. Laughlin. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology* 103:374–385.
- Kull, O., & Niinemets, Ü. 1998. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology*, 12:472-479.
- Kunstler, G., S. Lavergne, B. Courbaud, W. Thuiller, G. Vieilledent, N. E. Zimmermann, J. Kattge, and D. A. Coomes. 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecology Letters* 15:831–840.
- Laughlin, D. C., and C. Joshi. 2015. Theoretical consequences of trait-based environmental filtering for the breadth and shape of the niche: New testable hypotheses generated by the Traitspace model. *Ecological Modelling* 307:10–21.
- Levine, J. M., and J. HilleRisLambers. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461:254–7.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, and F. I. Pugnaire. 2004. Rethinking plant community theory Edited by Foxit Reader. *Oikos* 107:433–438.
- Maire, V., Gross, N., Da Silveira Pontes, L., Picon-Cochard, C. and Soussana, J. 2009. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology*, 23:668-679. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01557.x
- Maire, V., N. Gross, L. Börger, R. Proulx, C. Wirth, L. D. S. Pontes, J. F. Soussana, and F. Louault. 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist* 196:497–509.
- Maire, V., I. J. Wright, I. C. Prentice, N. H. Batjes, R. Bhaskar, P. M. van Bodegom, W. K. Cornwell, D. Ellsworth, Ü. Niinemets, A. Ordonez, P. B. Reich, and L. S.

- Santiago. 2015. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography* 24:706–717.
- Mattila, H., D. Valev, V. Havurinne, S. Khorobrykh, O. Virtanen, M. Antinluoma, K. B. Mishra, and E. Tyystjärvi. 2018. Degradation of chlorophyll and synthesis of flavonols during autumn senescence—the story told by individual leaves. *AoB PLANTS* 10:1–13.
- Mayfield, M. M., and J. M. Levine. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13:1085–1093.
- McKane, R. B., L. C. Johnson, G. R. Shaver, K. J. Nadelhoffer, E. B. Rastetter, B. Fry, A. E. Giblin, K. Kielland, B. L. Kwiatkowski, J. A. Laundre, and G. Murray. 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415:68–71.
- Messier, J., McGill, B. J., Enquist, B. J., & Lechowicz, M. J. 2017. Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales?. *Ecography*, 40:685–697.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Diaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. S. Bret-Harte, W. K. K. Cornwell, J. M. M. Craine, D. E. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. J. Veneklaas, P. B. B. Reich, L. Poorter, I. J. J. Wright, Etc., P. Ray, Etc., S. Díaz, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. S. Bret-Harte, W. K. K. Cornwell, J. M. M. Craine, D. E. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. J. Veneklaas, P. B. B. Reich, L. Poorter, I. J. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.
- Poorter, H., K. J. Niklas, P. B. Reich, J. Oleksyn, P. Poot, and L. Mommer. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193:30–50.
- Post, D. M., and E. P. Palkovacs. 2009. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: Interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1629–1640.
- Rheault, G., R. Proulx, and L. Bonin. 2015. Plant species richness prolongs the growing season of freely assembled riparian herbaceous communities under dry climatic conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 200:71–78.
- Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch, and M. Pigliucci. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9:981–993.
- Rigby, R. A., and D. M. Stasinopoulos. 2005. Generalized additive models for location, scale and shape. *Applied statistics* 54:507–554.

- Salguero-Gómez, R., C. Violle, O. Gimenez, and D. Childs. 2018. Delivering the promises of trait-based approaches to the needs of demographic approaches, and vice versa. *Functional Ecology* 32:1424–1435.
- Scogings, P. F. 2018. Foliar flavonol concentration in *Sclerocarya birrea* saplings responds to nutrient fertilisation according to growth-differentiation balance hypothesis. *Phytochemistry Letters* 23:180–184.
- Shipley, B. 2010. *From Plant Traits to Vegetation Structure*. Cambridge University Press.
- Siefert, A., J. D. Fridley, and M. E. Ritchie. 2014. Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: When does intraspecific variation matter? *PLoS ONE* 9.
- Siefert, A., C. Violle, L. Chalmandrier, C. H. Albert, A. Taudiere, A. Fajardo, L. W. Aarssen, C. Baraloto, M. B. Carlucci, M. V. Cianciaruso, V. de L. Dantas, F. de Bello, L. D. S. Duarte, C. R. Fonseca, G. T. Freschet, S. Gaucherand, N. Gross, K. Hikosaka, B. Jackson, V. Jung, C. Kamiyama, M. Katabuchi, S. W. Kembel, E. Kichenin, N. J. B. Kraft, A. Lagerström, Y. L. Bagousse-Pinguet, Y. Li, N. Mason, J. Messier, T. Nakashizuka, J. M. Overton, D. A. Peltzer, I. M. Pérez-Ramos, V. D. Pillar, H. C. Prentice, S. Richardson, T. Sasaki, B. S. Schamp, C. Schöb, B. Shipley, M. Sundqvist, M. T. Sykes, M. Vandewalle, and D. A. Wardle. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18:1406–1419.
- Smyth, G. K. 1989. Generalized Linear Models with Varying Dispersion. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 51:47–60.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997a. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Page Science*.
- Tilman, D., D. Tilman, C. L. Lehman, C. L. Lehman, K. T. Thomson, and K. T. Thomson. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:1857–61.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27:244–252.
- Violle, C., M.-L. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Waterway, M. J., K. T. Martins, A. Dabros, A. Prado, and M. J. Lechowicz. 2016. Ecological and Evolutionary Diversification Within the Genus *Carex* (Cyperaceae): Consequences for Community Assembly in Subarctic Fens. *Systematic Botany* 41:558–579.
- Weiner, J., and S. C. Thomas. 1986. Size Variability and Competition in Plant Monocultures. *Oikos* 47:211–222.

- Wiktor, K., and R. van Diggelen. 2004. Light as an environmental filter in fen vegetation. *Journal of Vegetation Science* 15:583–594.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, and J. Gulias. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428.
- Yao, Y., A. Vehtari, D. Simpson, and A. Gelman. 2017. Using stacking to average Bayesian predictive distributions. *Bayesian Analysis*.

Table 1: Stacking weights of competing models describing trait variation across biological organization levels. *Community level (Mcom):* *Mcom0* contained only intercepts for campaign, ecosystems and plots identity (the last two considered as a hierarchical parameter with estimated variance). *Mcom1* and *Mcom2* estimated a slope per ecosystem between species richness and mean and dispersion of trait distribution, respectively. *Mcom3* estimated the ecosystem specific slopes for both mean and dispersion. *Species level (Msp):* *Msp0* contains only categorical effects of campaigns, ecosystem, plot and species identity (the last two considered as a hierarchical parameter with estimated variance). *Msp1* is a model containing categorical effects and a slope per ecosystem linking species diversity to traits mean and diversity of each dominant species within this ecosystem. In *Msp2* trait mean is modeled with a slope per species and dispersion per ecosystem, while *Msp3* contained a slope per species for both mean and dispersion. Parameters β and γ represent slopes between species richness and mean and dispersion of trait distribution, respectively. Indices *E* and *S* mean that the slopes were estimated for each ecosystems or for each species, respectively. LA = Leaf Area (cm²), SLA = Specific Leaf Area (cm².g⁻¹), Chl. = superficial chlorophyll content, Angle = Leaf angle (°), LDMC = Leaf Dry Matter Content (g_{dry}.g_{fresh}⁻¹), Flav. = flavonoids.

	Models	Parameters	Length	LA	SLA	Chl.	Angle	LDMC	Flav.
Community level	Mcom0	Int	0	0.05	0.02	0	0.22	0	0.05
	Mcom1	β_{1E}	0	0.28	0	1	0	0	0
	Mcom2	γ_{1E}	0.01	0	0.16	0	0.2	0.15	0.11
	Mcom3	β_{1E}, γ_{1E}	0.99	0.67	0.82	0	0.58	0.85	0.84
Species level	Msp0	Int	0	0.23	0	0.31	0.4	0	0.55
	Msp1	β_{1E}, γ_{1E}	0.32	0	0.38	0	0.24	0.8	0
	Msp2	β_{1S}, γ_{1E}	0	0	0	0.69	0	0	0
	Msp3	β_{1S}, γ_{1S}	0.68	0.77	0.62	0	0.36	0.2	0.45

Table 2: Simplified summary of estimated communities' trait distribution slopes with species diversity. The overall lines represent the global mean response across the data set. For sake of clarity, we resumed slopes by symbols representing their sign. We considered the inclusion of zero in the 90% credible interval of parameters. Mu represent the mean of the distribution, while phi represent dispersion. Symbols + and – represented negative and positive substantial variation in mean trait value (mu) or dispersion or precision (phi) in response to variation in community species richness. Predictions are available in Fig. S5-S11. LA = Leaf Area (cm²), SLA = Specific Leaf Area (cm².g⁻¹), Chl. = superficial chlorophyll content, Angle = Leaf angle (°), LDMC = Leaf Dry Matter Content (g_{dry}.g_{fresh}⁻¹), Flav. = flavonoids.

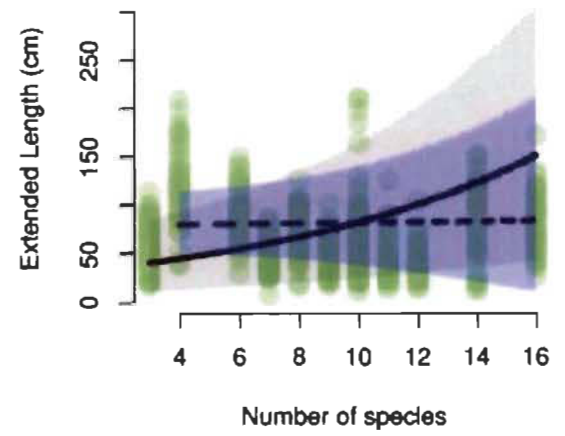
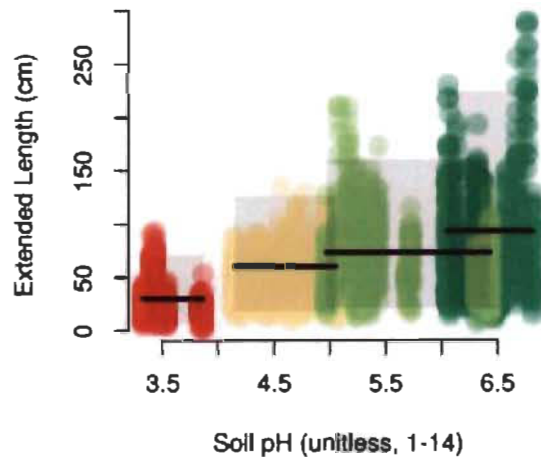
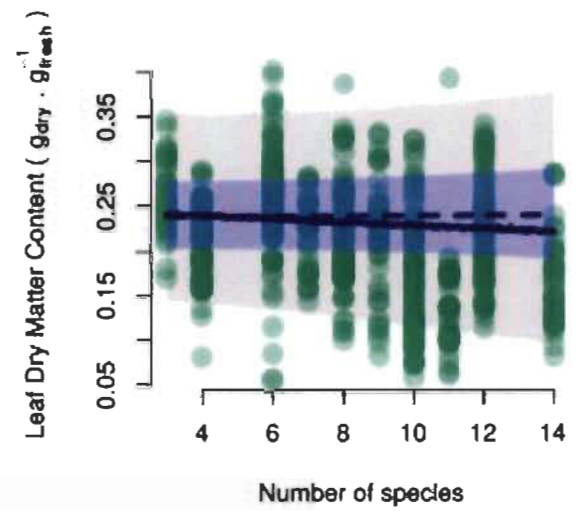
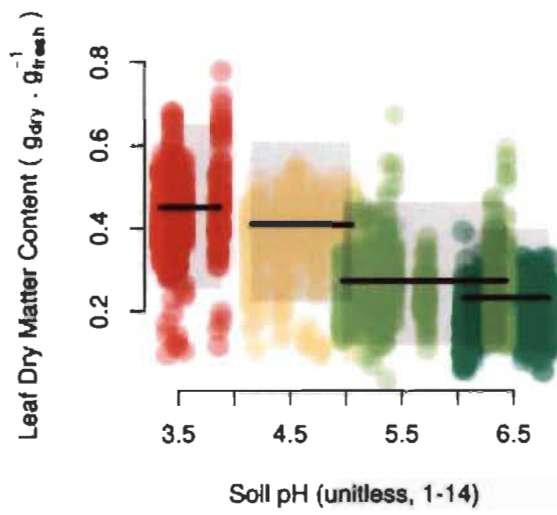
Ecosystem	Parameter	Length	LA	SLA	Chl.	Angle	LDMC	Flav.
Overall	μ	+	-	+	-	0	0	0
Overall	φ	+	+	+	+	+	+	+
Bog	μ	+	-	+	-	0	0	0
Bog	φ	+	+	+	+	+	+	+
Fen	μ	+	0	0	-	+	0	+
Fen	φ	0	+	+	+	0	+	+
Wet meadow	μ	0	0	+	0	0	0	0
Wet meadow	φ	0	0	+	0	0	0	0
Fluvial marsh	μ	-	-	+	0	0	0	0
Fluvial marsh	φ	+	+	+	+	+	0	+

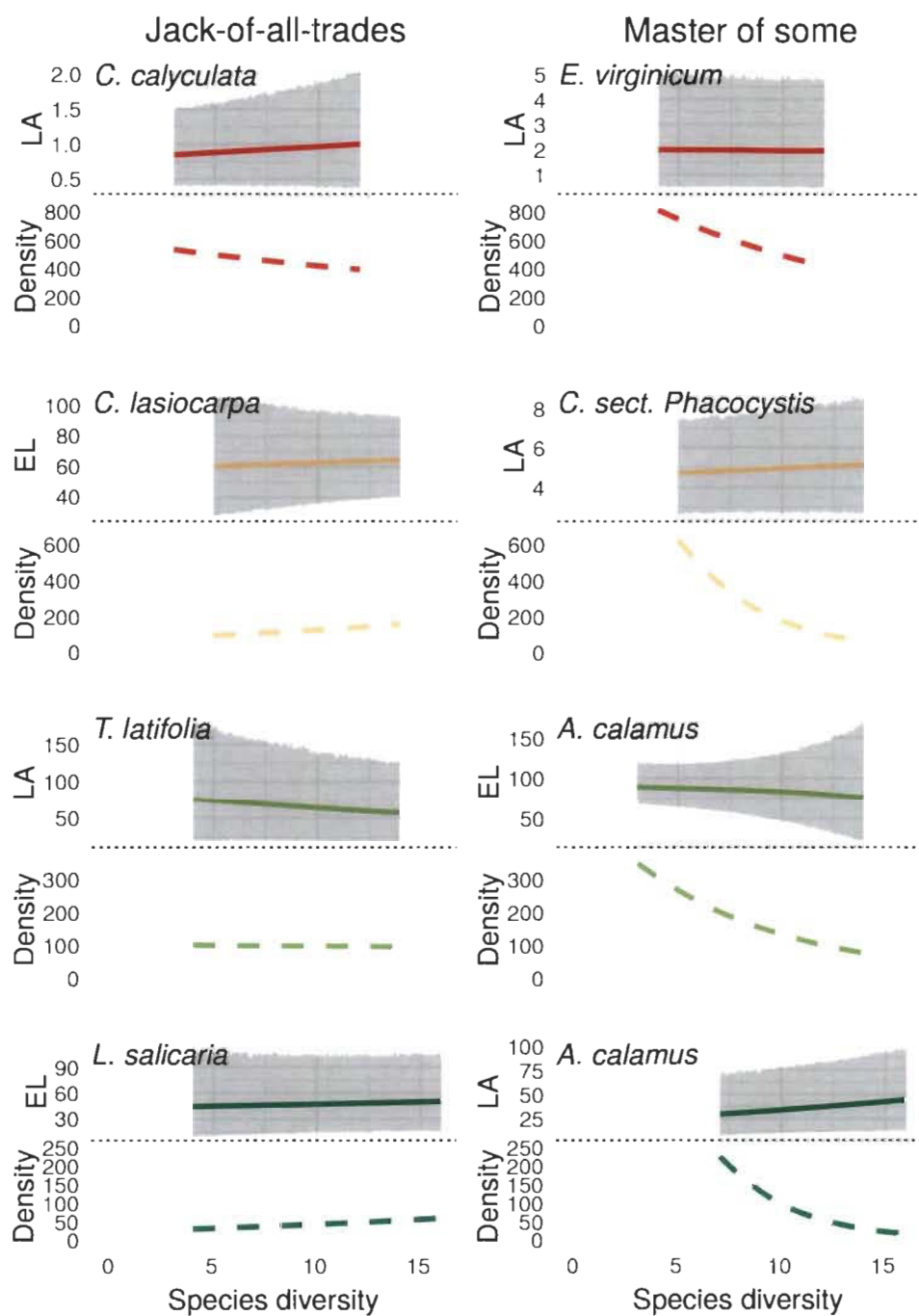
Table 3: Summary of estimated species slopes along the species diversity gradient. Parameters were recovered from the best model for each trait, presented in table 1. We removed models predicting LDMC and flavonoids as they had less support for species specific variations and presented no substantial estimates. For sake of clarity, we resumed slopes by symbols representing their sign. We considered the inclusion of zero in the 85% credible interval of parameters. Given the complexity of estimated models, a more conservative interval would exclude pertinent inferences. For the density, symbols + and – represents substantial variation of species mean relative density with species richness within each ecosystem. For each trait they represented substantial variation in mean trait value (μ) or dispersion (ϕ) in response to variation in community species richness. Model predictions are available in Fig. S12-18. LA = Leaf Area (cm^2), SLA = Specific Leaf Area ($\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$), Chl. = superficial chlorophyll content, Angle = Leaf angle ($^\circ$).

Ecosystem	Species	Density	Parameter	Length	LA	SLA	Chl.	Angle
Bog	<i>Chamaedaphne</i>	0	μ	0	+	0	0	0
	<i>calyculata</i>		ϕ	+	+	0	0	0
	<i>Eriophorum</i>	-	μ	0	0	0	0	0
	<i>virginicum</i>		ϕ	0	0	0	0	0
Fen	<i>Carex lasiocarpa</i>	+	μ	0	0	0	0	0
			ϕ	-	0	-	0	0
	<i>Carex</i>	-	μ	0	0	0	0	0
	<i>oligosperma</i>		ϕ	0	+	+	-	+
	<i>Carex sect.</i>	-	μ	0	-	0	0	0
	<i>Phacocystis</i>		ϕ	0	0	+	-	+
Wet meadow	<i>Acorus calamus</i>	-	μ	0	+	0	0	0
			ϕ	+	0	0	0	0
	<i>Lythrum salicaria</i>	0	μ	0	0	0	0	0
			ϕ	0	0	0	0	0
Fluvial marsh	<i>Acorus calamus</i>	-	μ	0	0	0	0	0
			ϕ	+	0	0	0	+
	<i>Comarum</i>	0	μ	0	+	0	0	0
	<i>palustre</i>		ϕ	0	0	0	0	0
	<i>Lythrum salicaria</i>	0	μ	0	-	0	0	0
			ϕ	+	+	0	0	0
	<i>Typha latifolia</i>	0	μ	0	-	0	0	0
			ϕ	0	-	0	0	0

Figure 1: Example of predictions made by models, for community and species level, with original data points. Lines represent mean predicted value. Gray and blue shaded area represent 95% predictive interval of community and selected species, respectively. Panel a and c represent variation among ecosystems, with mean Leaf Dry Matter Content and both Leaf Area mean and dispersion varying monotonically among ecosystems. Panel b represents community trait distribution responding to species diversity in fluvial marsh, but without response of individual species (here, *Acorus calamus*). Panel d represents both community trait mean and diversity increasing with species diversity in floodplain, while mean and dispersion of *Acorus calamus* decreases and increases with diversity, respectively. Red = bog, yellow = fen, light green = floodplain, dark green = wetland.

Fig. 2: Models predictions of species morphological trait distribution and fitness trait (relative density) in function of the number of species in community, representing the presence of two contrasted response within each ecosystem. The “Master of some” response represents species which were substantially more abundant when they were dominant than when they were growing in rich communities, with or without detected trait variation. This species were potentially able to dominate in favorable conditions, but unable to maintain fitness when conditions changes. The “Jack-of-all-trades” response represents species with stable relative density, but with substantial trait variation, represented by displacement of the mean and/or increase/decrease of diversity of trait values. Potentially, these species were able to cope with changing conditions by deforming their trait distribution. Full line represents the species median trait value, while the grey area represents the 90% predictive interval of trait distribution. Dashed line represents the median predicted relative density of each species. LA = Leaf area (cm²), EL = Extended length (cm), Density = Relative density (ind.m⁻²). Species are *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum virginicum*, *Carex lasiocarpa*, *Carex sec. phacocystis*, *Typha latifolia*, *Acorus calamus* et *Lythrum salicaria*.





Supplementary figures

Table S1: Stacking weights of competing models describing inter-ecosystems differences. *Question 1:* M0c contains only the effect of sampling campaigns on both mean and diversity of community trait distribution. M1d and M2d estimate the mean trait value and diversity of each campaign and ecosystem, respectively. Both mean trait value and diversity are estimated for each ecosystem and each campaign in model M3c.

Models	Length	LA	SLA	LDMC	Flav.	Chl.	Angle
M0eco	0.02	0.01	0.03	0.05	0.04	0.08	0
M1eco	0	0	0	0.95	0	0.06	0
M2eco	0	0.02	0	0	0	0	0.2
M3eco	0.98	0.97	0.97	0	0.96	0.85	0.97

Data

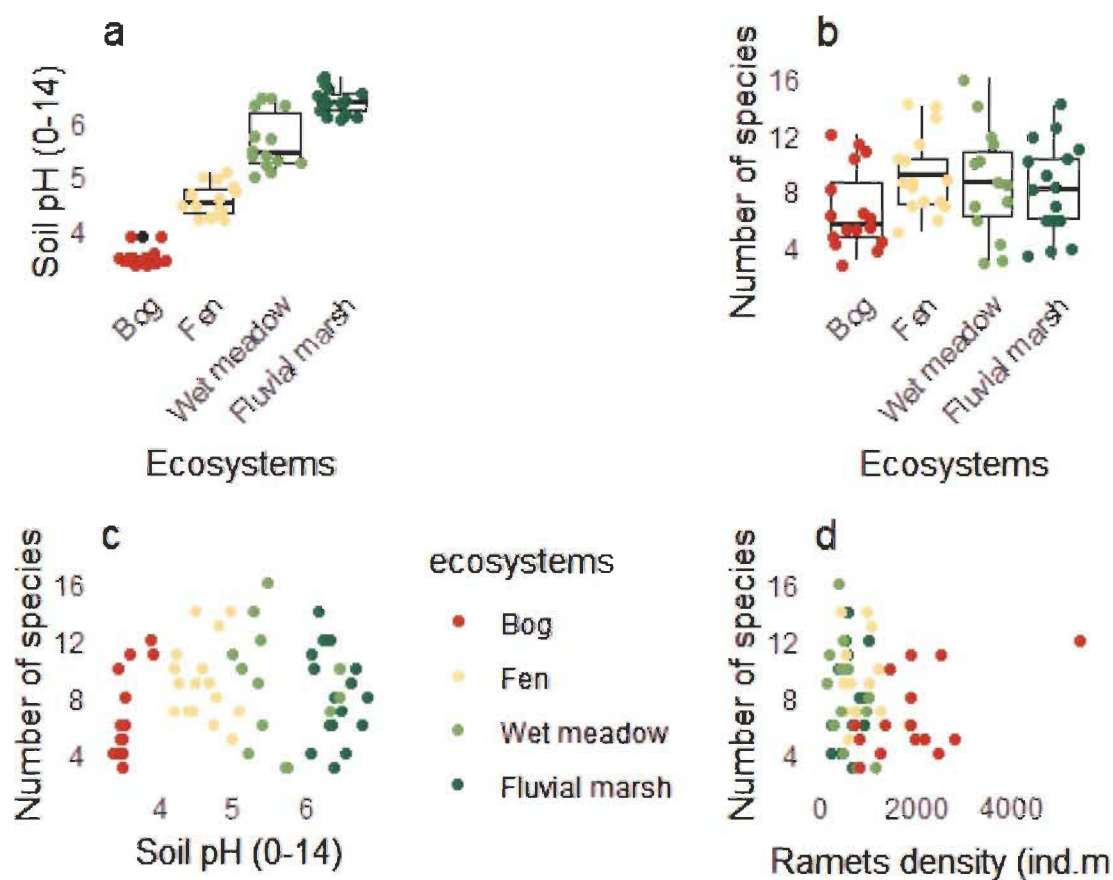


Figure S1: Abiotic and biotic characteristics of plots in each ecosystem. Panels a and b present the between ecosystems differences in soil pH and species diversity, respectively. Panels c and d are scatterplots presenting the absence of relationship between species diversity and soil pH and ramets density, respectively.

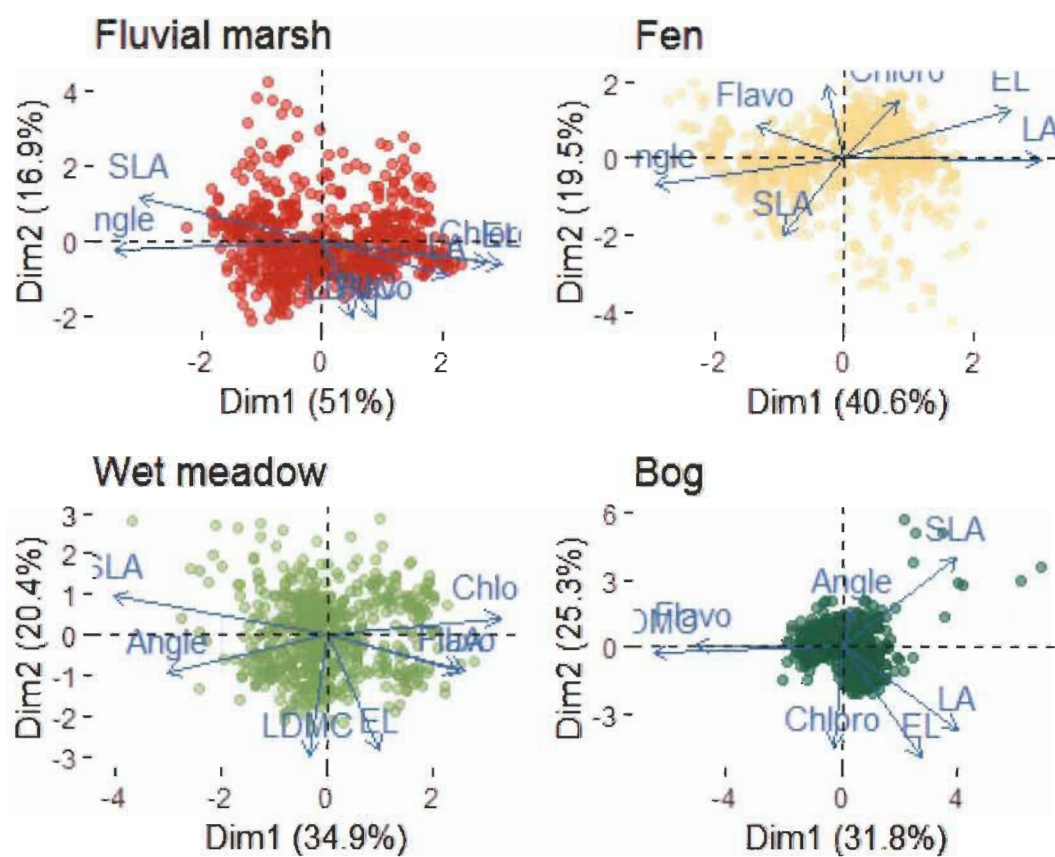


Figure S2: Varimax rotated principal component analysis of trait values within each ecosystems.

Chemical vs. optical chlorophyll measurements

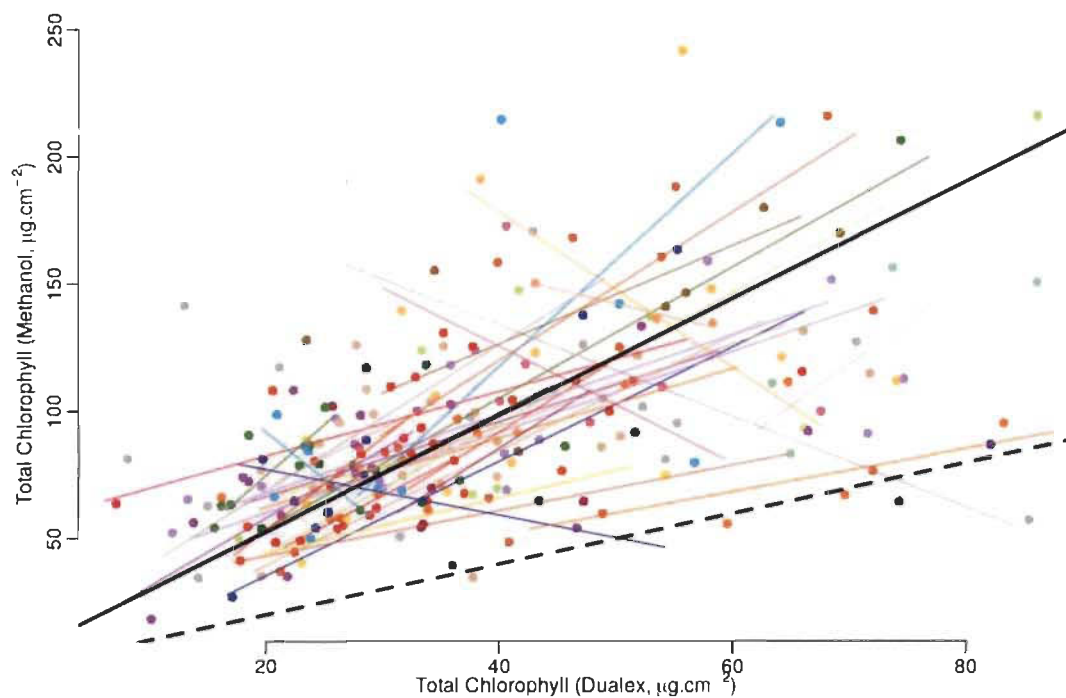


Figure S3: Relationship between total chlorophyll concentration extracted with methanol and measured spectrophotometrically and superficial chlorophyll estimated using Dualex® device. Plain line represents the global relationship, each colored line represent relationship for each tested species, and dashed line represents a 1:1 relationship.

Model predictions

Ecosystem level predictions

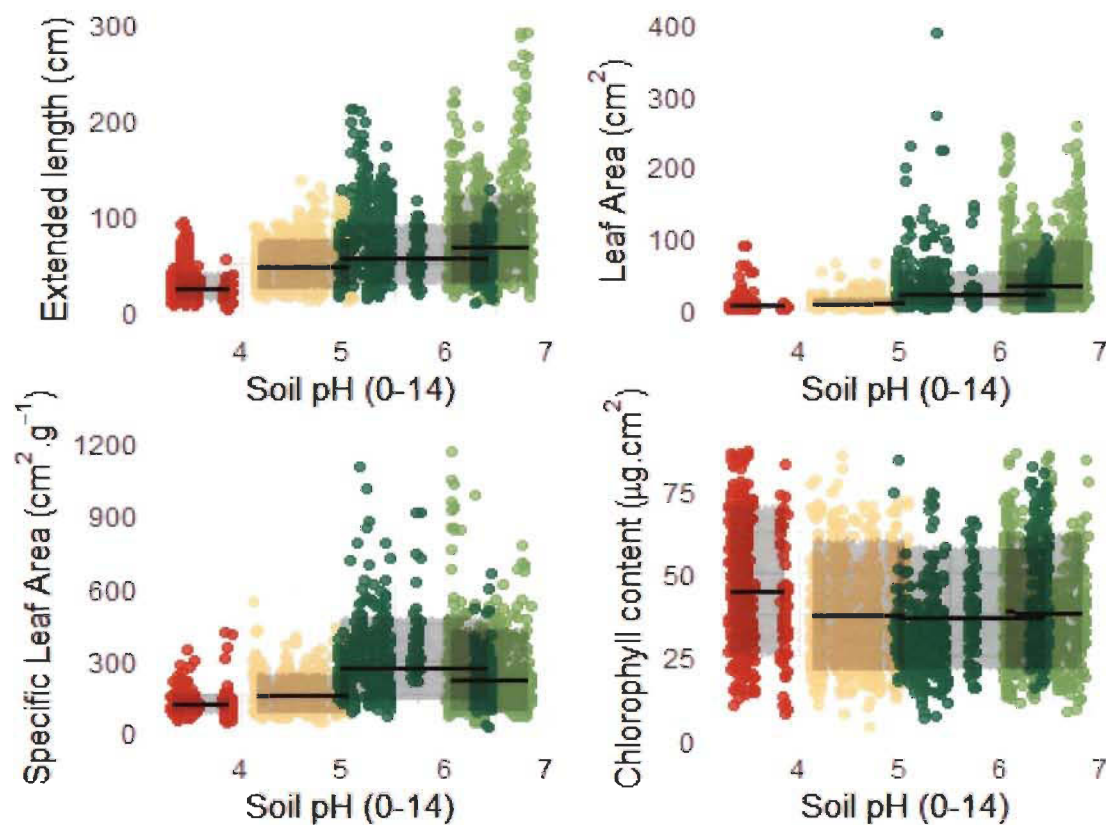


Figure S4: Between ecosystem differences for the seven studied functional traits. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh. Part 1.

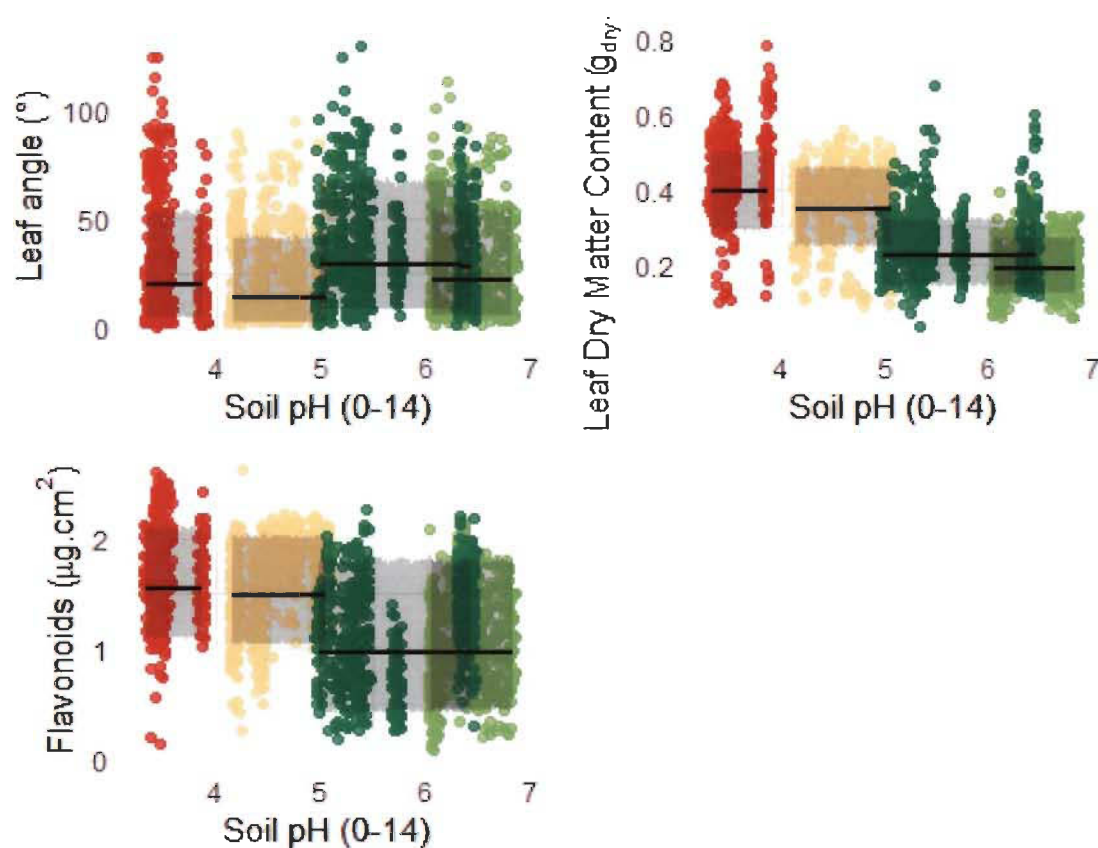


Figure S5: Between ecosystem differences for the seven studied functional traits. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh. Part 2.

Community level predictions

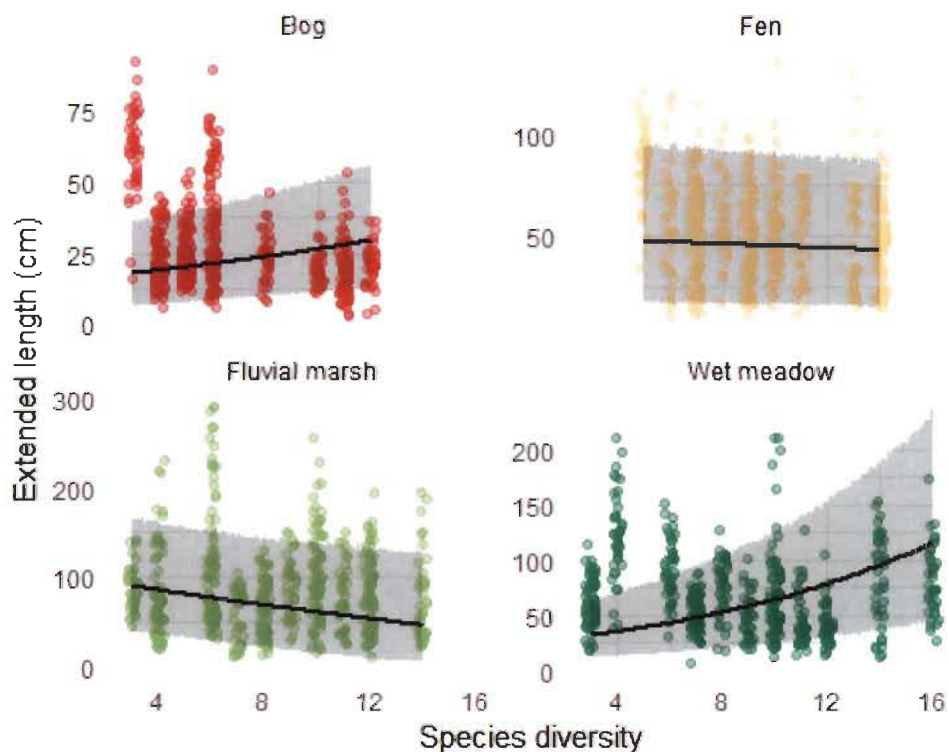


Figure S6: Relationship between species diversity and extended length community trait distribution in every ecosystem. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh.

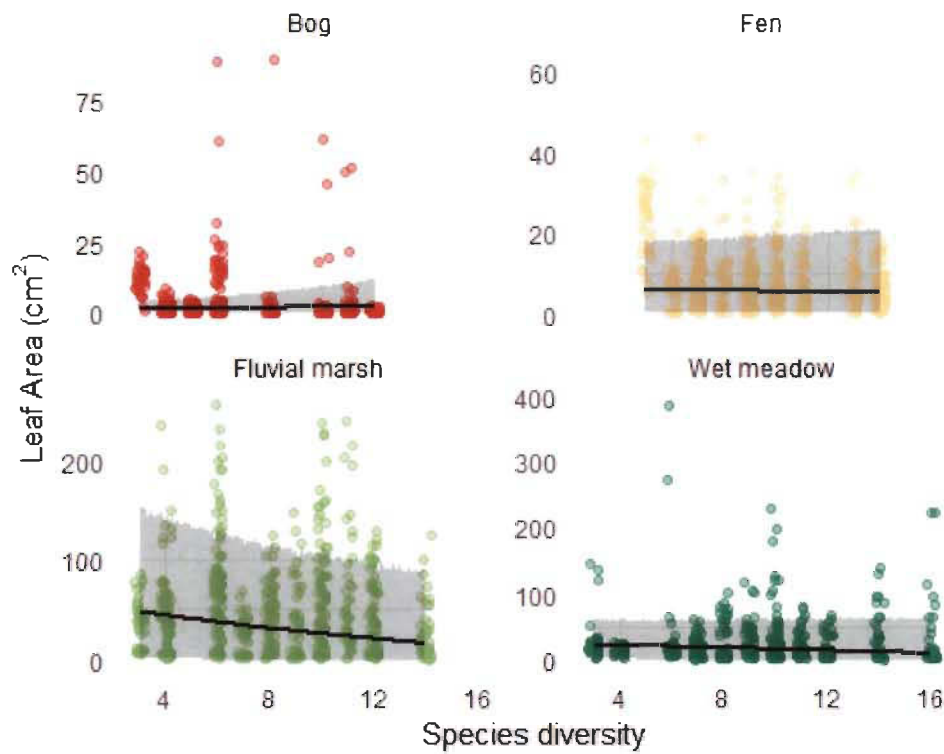


Figure S7: Relationship between species diversity and leaf area community trait distribution in every ecosystem. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh.

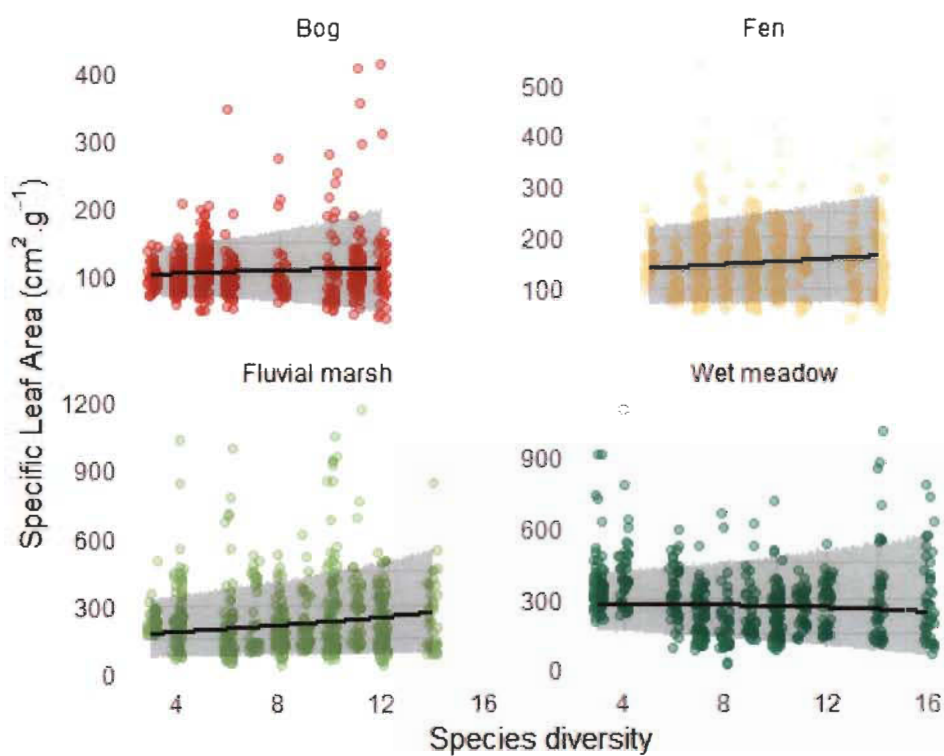


Figure S8: Relationship between species diversity and specific leaf area community trait distribution in every ecosystem. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh.

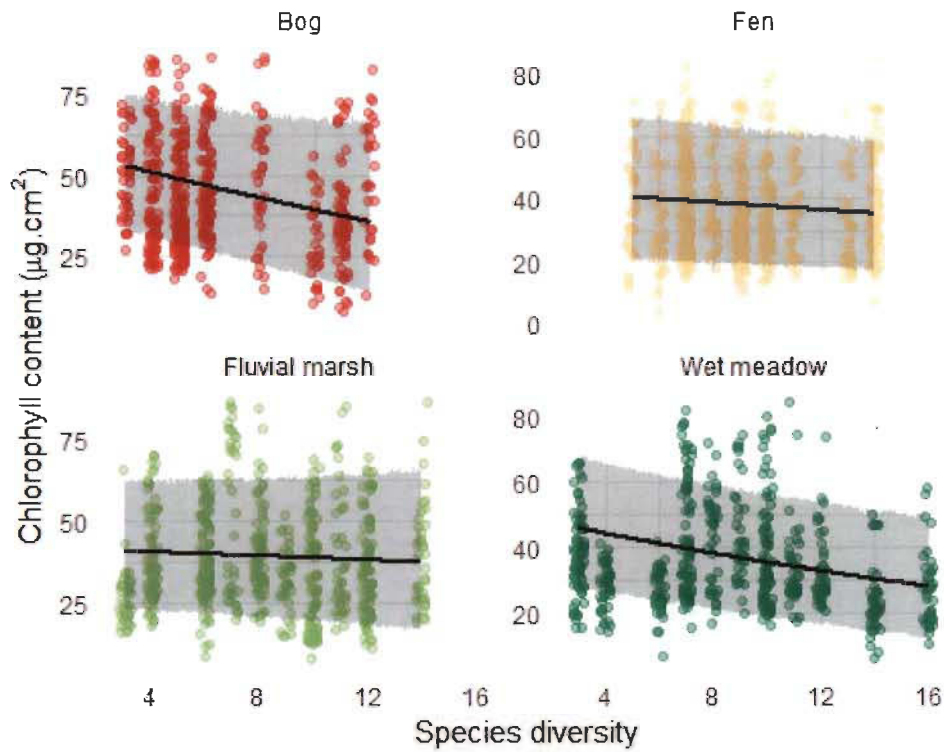


Figure S9: Relationship between species diversity and superficial chlorophyll community trait distribution in every ecosystem. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh.

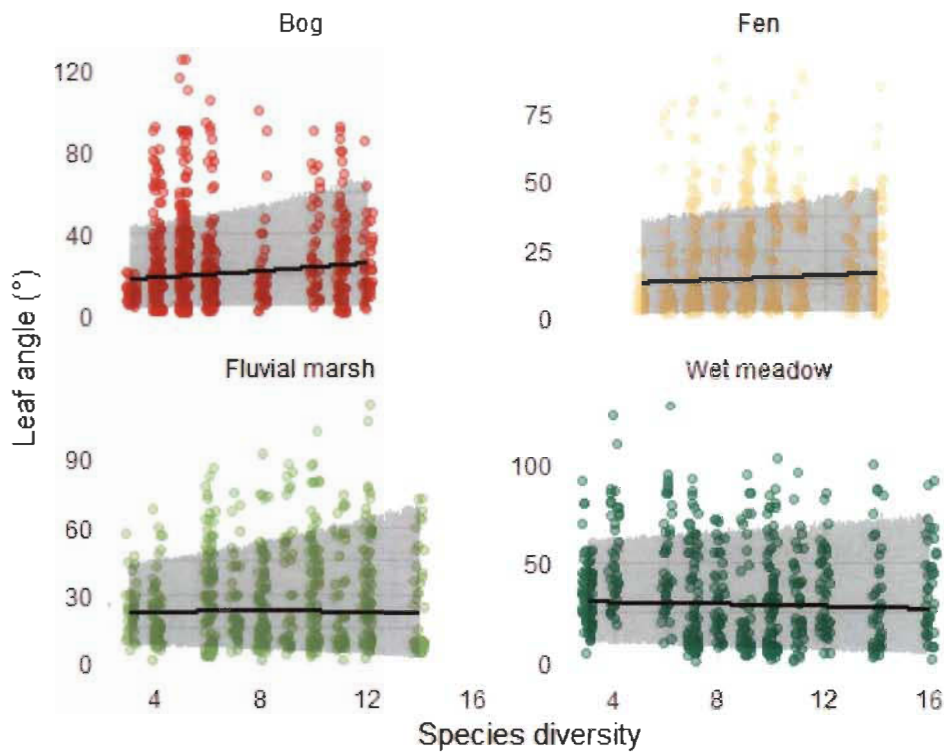


Figure S10: Relationship between species diversity and leaf angle community trait distribution in every ecosystem. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh.

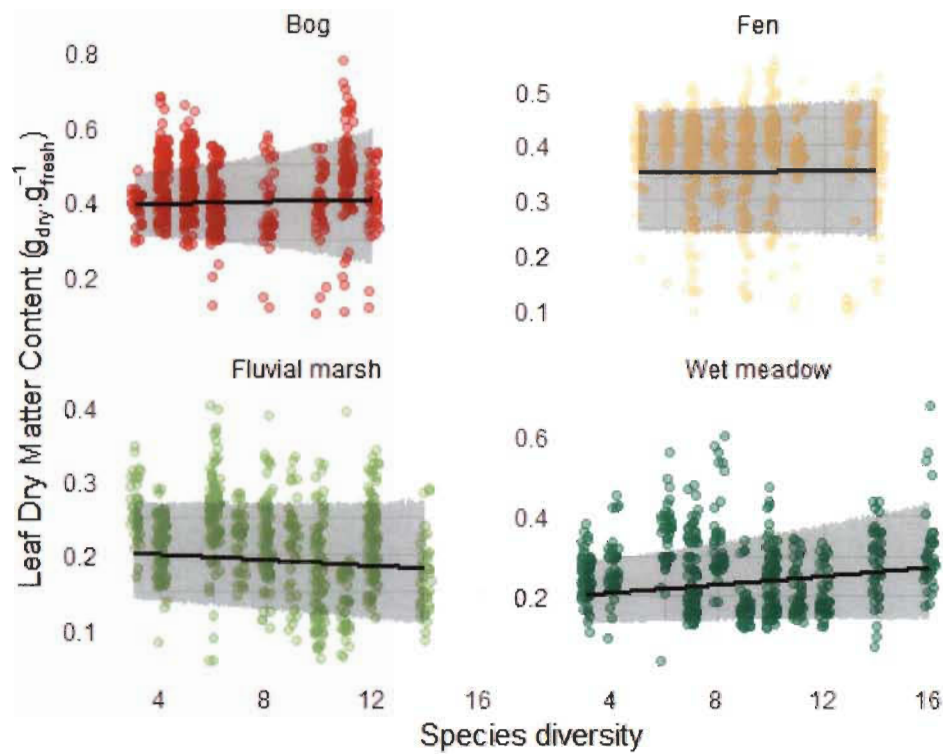


Figure S11: Relationship between species diversity and leaf dry matter content community trait distribution in every ecosystem. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh.

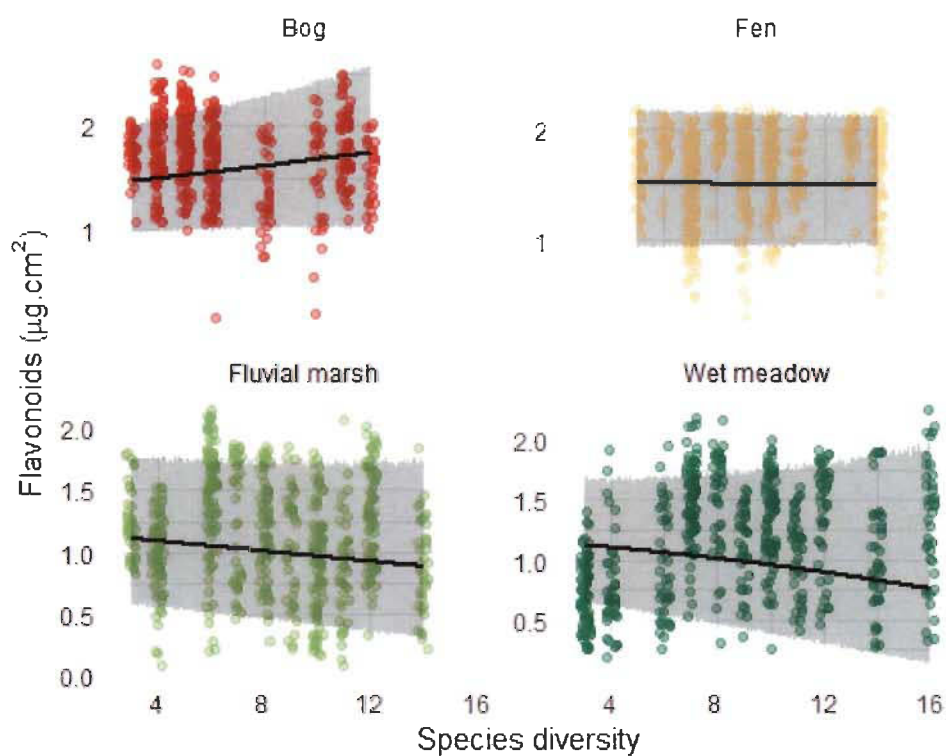


Figure S12: Relationship between species diversity and flavonoids community trait distribution in every ecosystem. Lines represent the median predicted value, and the shaded areas represent the 80% predictive interval. Red: bog; Yellow: fen; Light green: wet meadow; Dark green: fluvial marsh.

Species level predictions

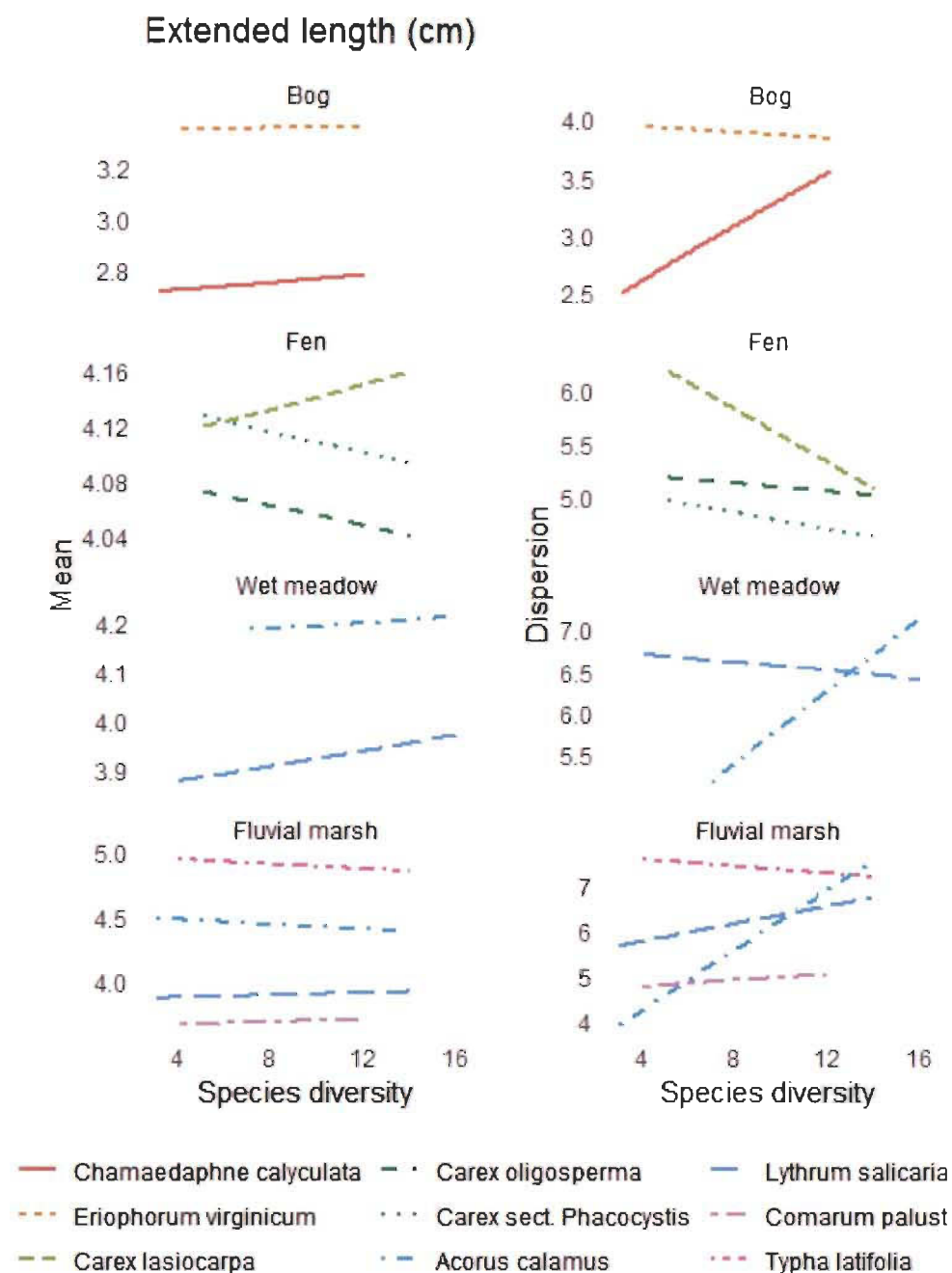


Figure S13: Relationship between species diversity and species extended length mean value and dispersion in every ecosystem. Lines represent the median predicted value of each parameter. Red: bog; yellow : fen; light green: wet meadow; dark green: fluvial marsh.

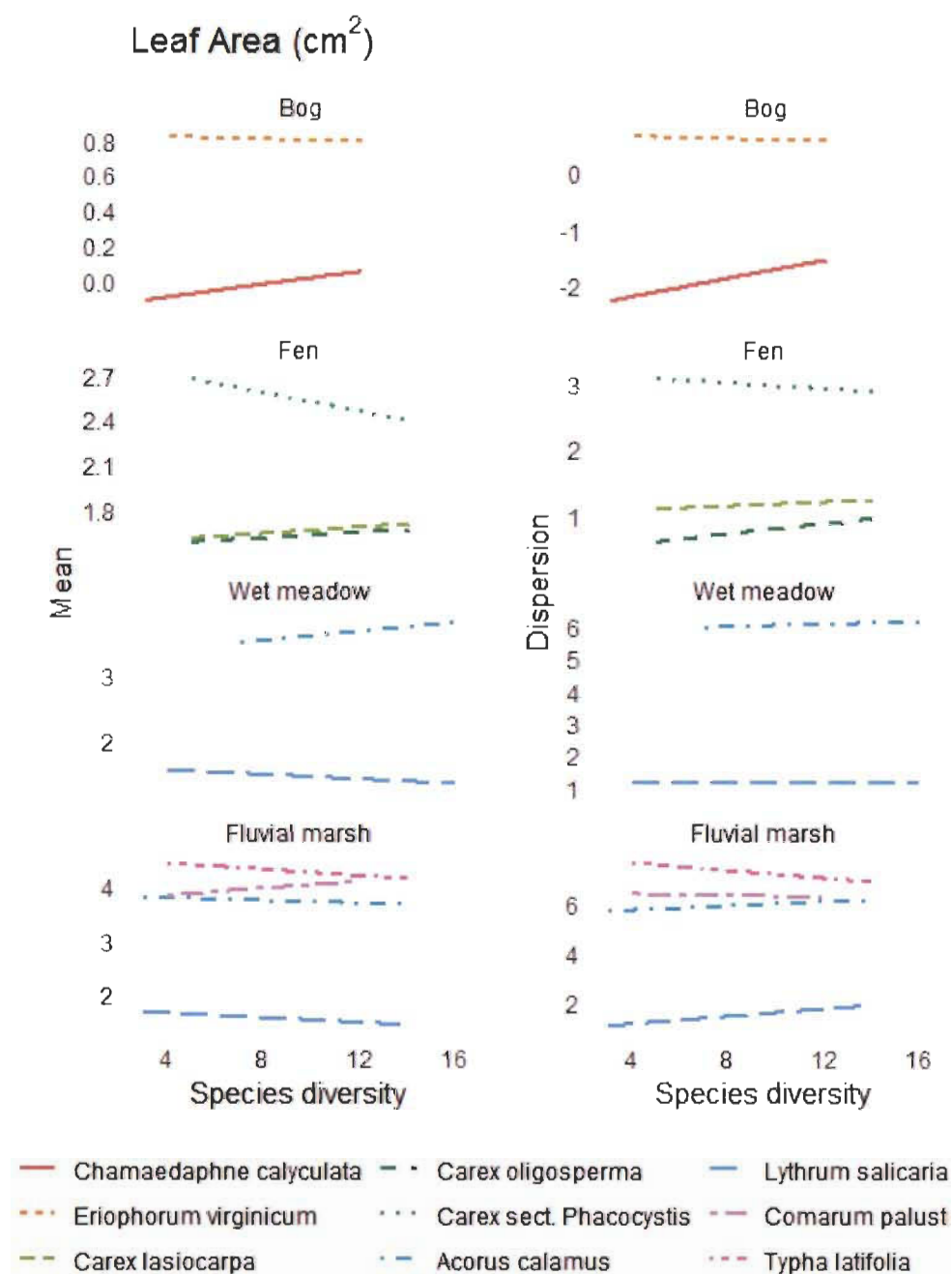


Figure S14: Relationship between species diversity and species leaf area mean value and dispersion in every ecosystem. Lines represent the median predicted value of each parameter. Red : bog; yellow : fen; light green: wet meadow; dark green: fluvial marsh.

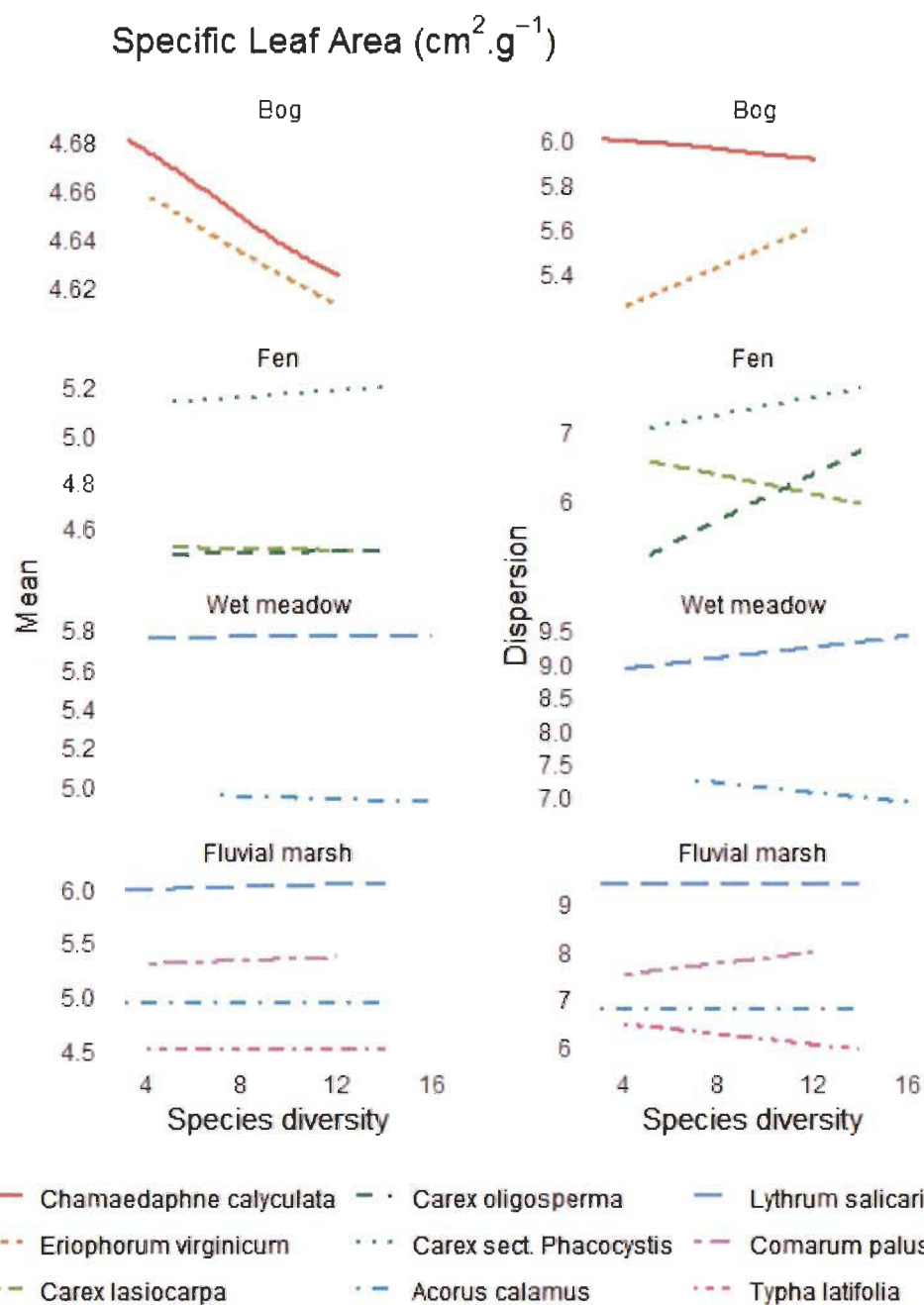


Figure S15: Relationship between species diversity and species specific leaf area mean value and dispersion in every ecosystem. Lines represent the median predicted value of each parameter. Red : bog; yellow : fen; light green: wet meadow; dark green: fluvial marsh.

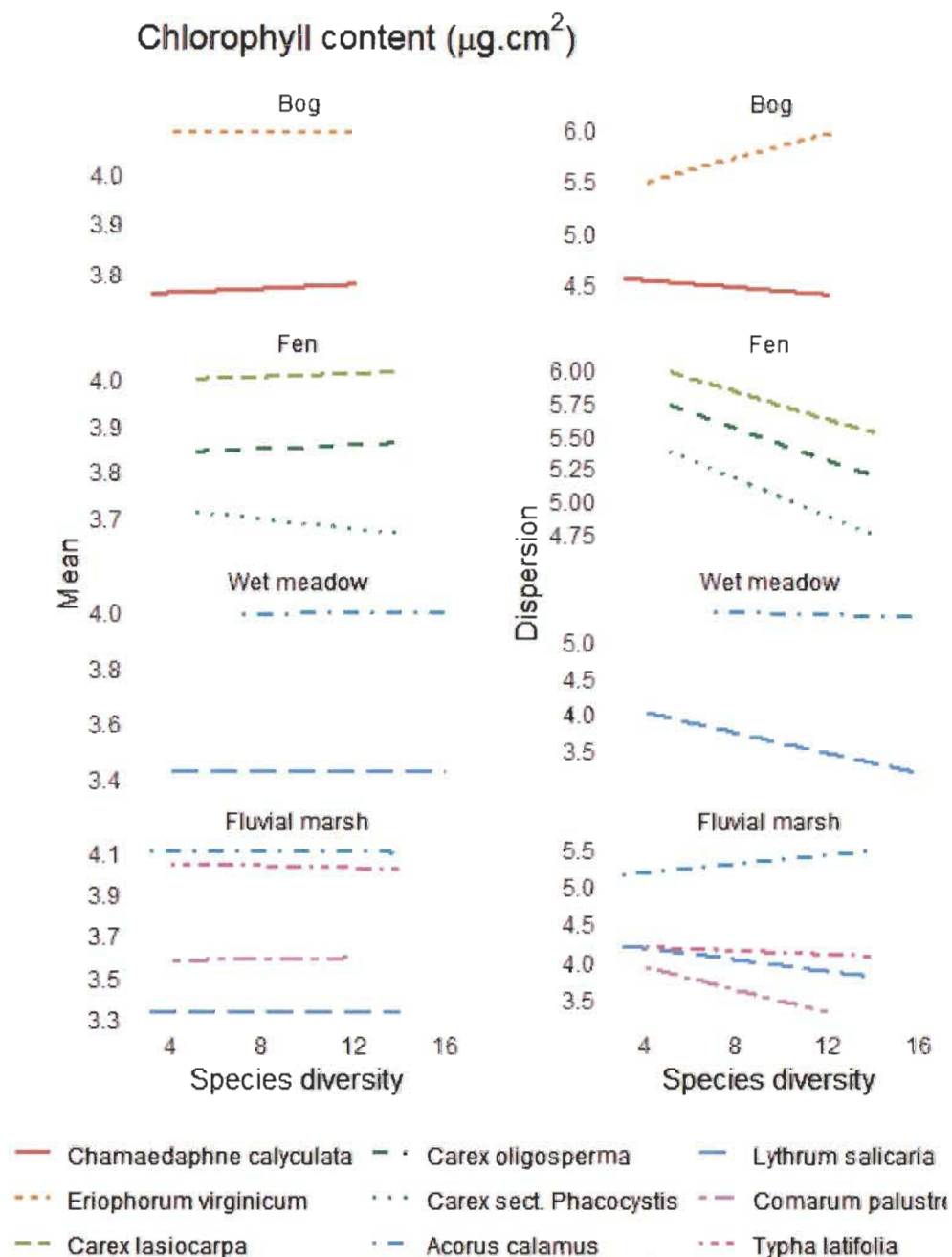


Figure S16: Relationship between species diversity and species superficial chlorophyll mean value and dispersion in every ecosystem. Lines represent the median predicted value of each parameter. Red : bog; yellow : fen; light green: wet meadow; dark green: fluvial marsh.

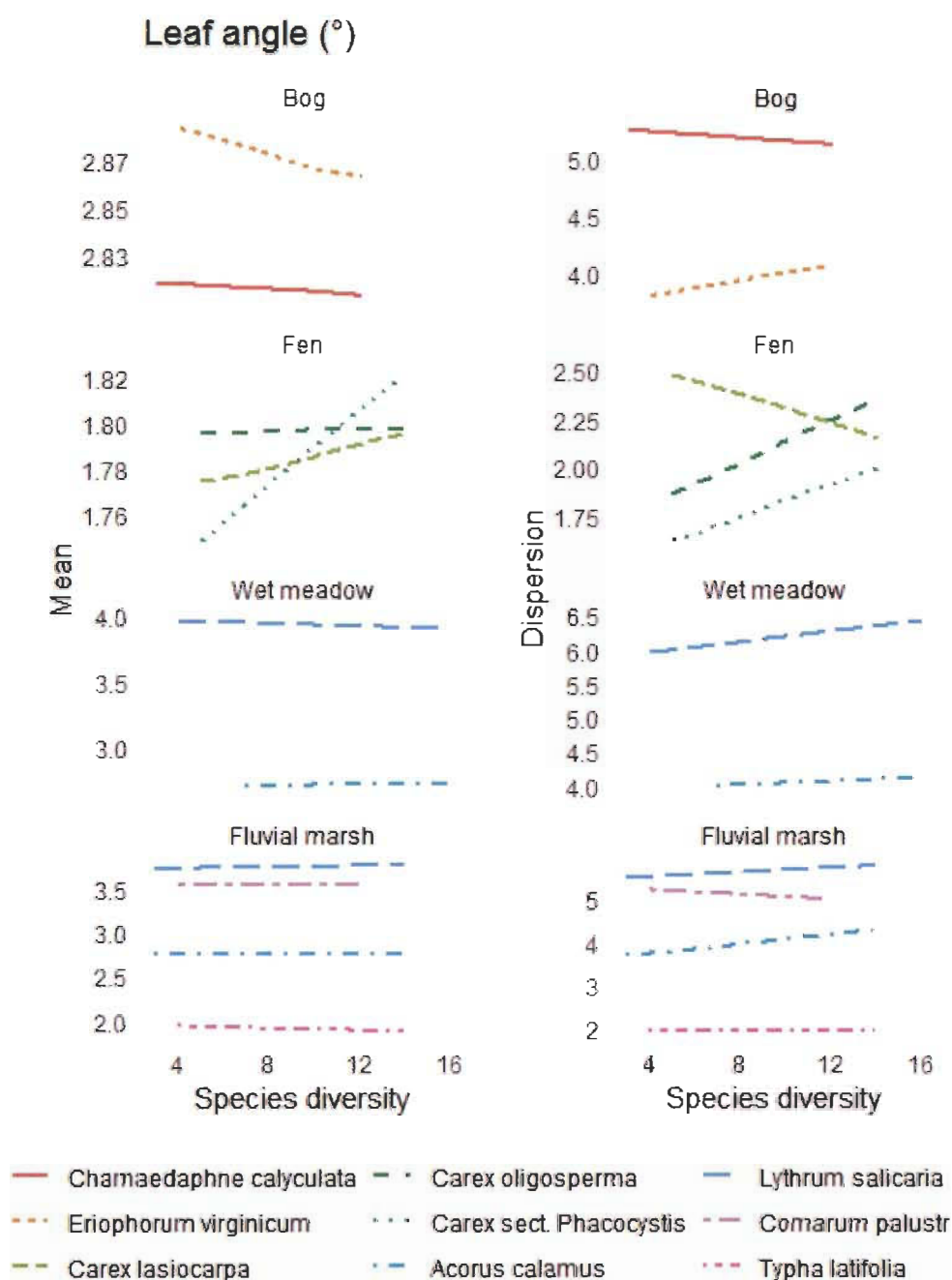


Figure S17: Relationship between species diversity and species leaf angle mean value and dispersion in every ecosystem. Lines represent the median predicted value of each parameter. Red : bog; yellow : fen; light green: wet meadow; dark green: fluvial marsh.

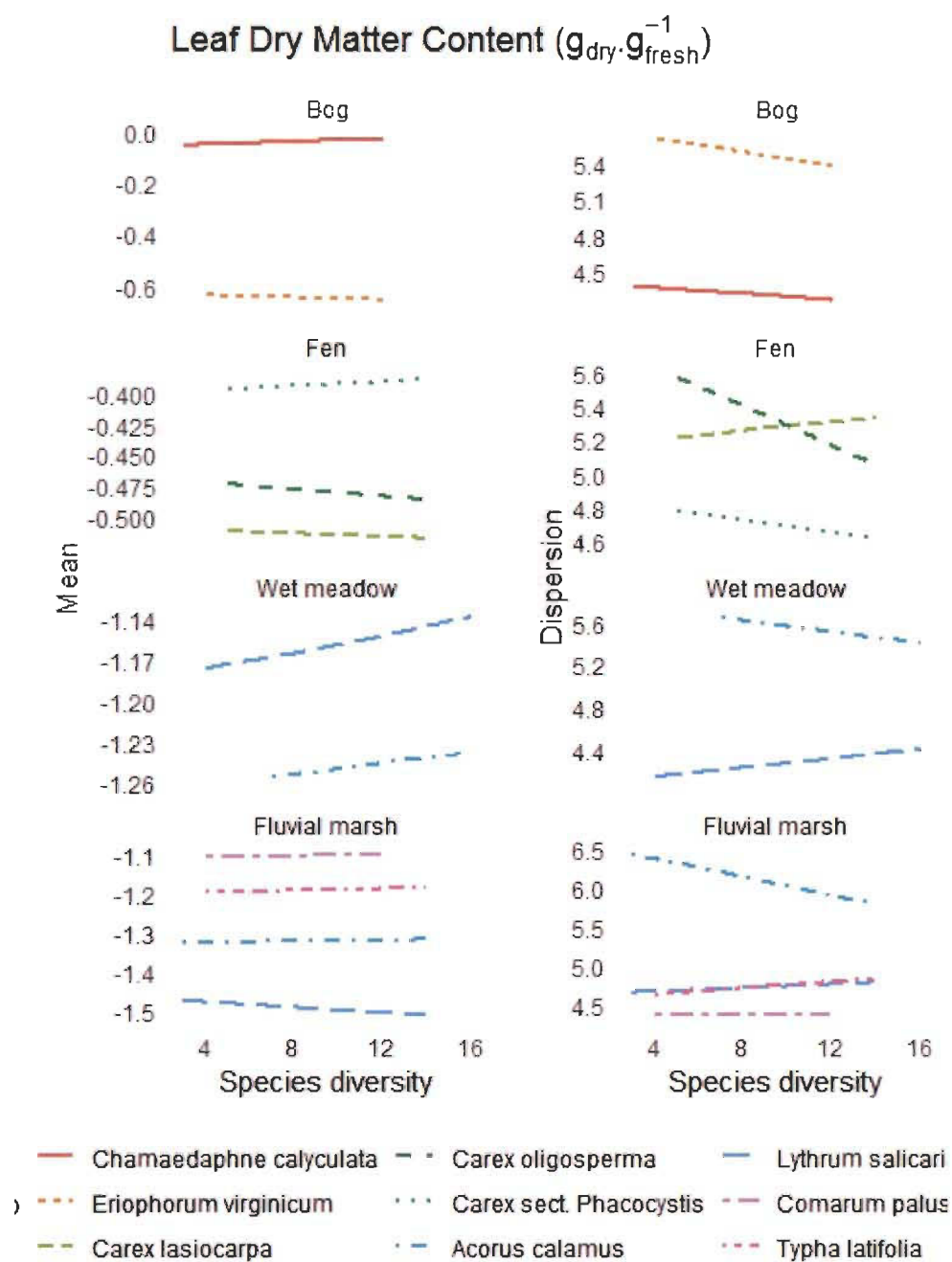


Figure S18: Relationship between species diversity and species leaf dry matter content mean value and dispersion in every ecosystem. Lines represent the median predicted value of each parameter. Red : bog; yellow : fen; light green: wet meadow; dark green: fluvial marsh.

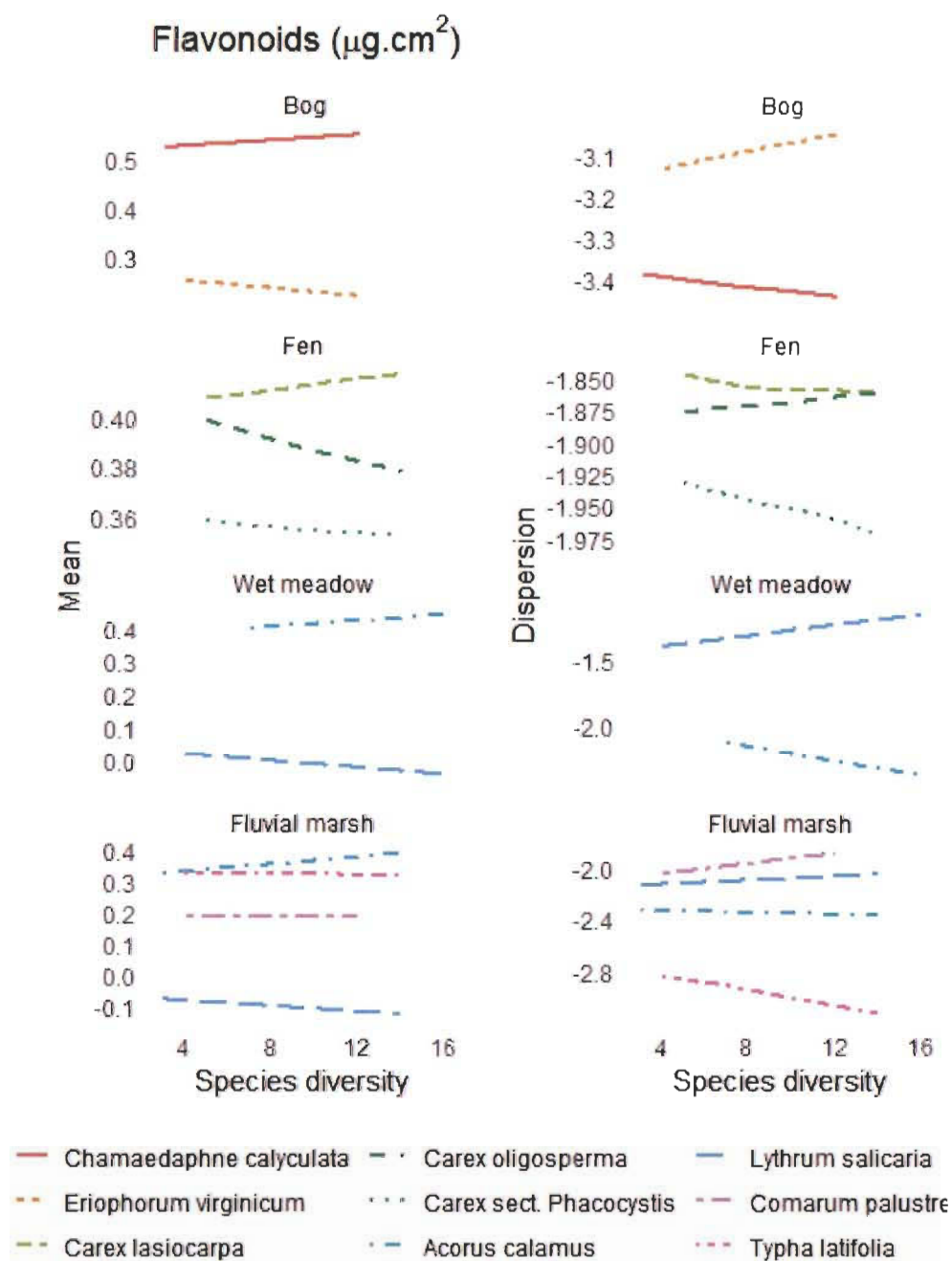


Figure S19: Relationship between species diversity and species flavonoids mean value and dispersion in every ecosystem. Lines represent the median predicted value of each parameter. Red : bog; yellow : fen; light green: wet meadow; dark green: fluvial marsh.

Appendix A: Bayesian Hierarchical Distributional modelling

GLM framework

The classical framework of the generalized linear models (GLM) allows to model any random variable distributed following an exponential family distribution (such as normal, poisson, gamma...). Many of these distributions are constantly bounded, implying a nonlinear variation of their mean and variance close to these bounds. For example, the variation of the mean of a strictly positive value, such as a count, is not linear close to zero, just as the variation of a probability is nonlinear close to its bounds (zero and one). The GLM framework allows to model the effects of linear predictors on a *function* of the response variable, which makes the latter linear. The corresponding function is called the *link function*, $g()$. The variance, which has also a non-linear behavior at the bound, is then linked to the mean by a *variance function* (Smyth 1989). Thus, the variation of the mean and variance of an exponential family distribution following a series of linear predictors $\mathbf{x}_i^T \boldsymbol{\beta}$ is

$$\begin{aligned}\mu_i &= g^{-1}(\mathbf{x}_i^T \boldsymbol{\beta}) \\ \sigma_i^2 &= \phi_i w_i^{-1} v(\mu_i)\end{aligned}$$

Where μ_i and σ_i^2 are the mean and the variance of the distribution for the observation i , respectively, and g^{-1} the inverse of the link function. $v()$ is a non-negative variance function specific to each probability distribution and w_i^{-1} are known weights. ϕ_i is an unknown dispersion parameter for the observation i .

Distributional modelling

Many distributions, even if they are not properly belonging to the exponential family, might be reparametrized to model conjointly mean and variance. Given the fact that we can define the link between mean and variance as below, one would be able to regress both μ_i and ϕ_i as the result of deterministic equations. In this framework, we can define a distributional model for location and scale as follow (Rigby & Stasinopoulos 2005):

$$\begin{aligned}\mathbf{Y} &\sim f(\boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\phi}) \\ g_1(\boldsymbol{\mu}) &= \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} \\ g_2(\boldsymbol{\phi}) &= \mathbf{X}\boldsymbol{\gamma}\end{aligned}$$

Where \mathbf{Y} is a column vector of the response variable, $\boldsymbol{\mu}$ and $\boldsymbol{\phi}$ are vectors of linear parameters, \mathbf{X} a matrix of predictors, and $\boldsymbol{\beta}$ and $\boldsymbol{\gamma}$ are vector coefficients linking predictors to the mean and the dispersion, respectively. $g_1()$ and $g_2()$ are the link function for the mean and dispersion, respectively.

Gamma distribution

We modeled strictly positive vegetative height with a gamma distribution, with α being the shape parameter and β being the rate parameter. The formulation with independent mean, μ and dispersion, ϕ , is as follow:

$$\begin{aligned} Y &\sim \text{Gamma}(\alpha = \mu^2\phi, \beta = \mu\phi) \\ \log(\mu) &= \mathbf{X}\beta \\ \log(\phi) &= \mathbf{X}\gamma \end{aligned}$$

This parametrization is straightforward to recover, given that the first two moments of the gamma distribution are defined as follow:

$$\begin{aligned} E(Y) &= \frac{\alpha}{\beta} \\ \text{Var}(Y) &= \frac{\alpha}{\beta^2} \end{aligned}$$

Beta distribution

Ferrari and Cribari-Neto (2004) proposed a formulation of the beta regression for modelling rates or proportion. In this framework, the two shape parameters of the beta distribution might be reformulated dependently of a mean, μ and a precision parameter, ϕ .

$$\begin{aligned} Y &\sim \text{Beta}(\mathbf{p} = \mu\phi, \mathbf{q} = (1 - \mu)\phi) \\ \text{logit}(\mu) &= \mathbf{X}\beta \\ \log(\phi) &= \mathbf{X}\gamma \end{aligned}$$

ϕ is a precision parameter given the fact that, for a fixed μ , the greater it is, the lower is the variance. The relationship between the precision and the variance is as follow:

$$\text{Var}(Y) = \frac{V(\mu)}{1 + \phi} = \frac{\mu(1 - \mu)}{1 + \phi}$$

$V()$ is a variance function. While variance and mean are not completely independent, it is straightforward to compare a model with fixed precision to a model with precision determined by a deterministic equation, because the variance is similarly influenced by the variation of the mean in both cases.

Hierarchical model formulation

Because of the structured nature of our design (individuals within species, within communities, within ecosystems), we used hierarchical parameters for slopes and intercepts within ecosystems. Thus, intercepts for each community within an ecosystem where modeled as belonging to the same population with estimated variance. The complete formulation of the model M_{d3} , which explore the relationship between species diversity and mean and dispersion within each ecosystem, is as follow:

$$\begin{aligned}
 y_i &\sim f(\mu_i, \phi_i) \\
 g_1(\mu_i) &= \beta_0 + \beta_C + \beta_E + \beta_P + \beta_{1E} \text{diversity}_i \\
 \log(\phi_i) &= \gamma_0 + \gamma_C + \gamma_E + \gamma_P + \gamma_{1E} \text{diversity}_i \\
 \beta_P &\sim \text{normal}(0, \sigma_{\beta_P}) \\
 \gamma_P &\sim \text{normal}(0, \sigma_{\gamma_P})
 \end{aligned}$$

Where y_i is the trait value of individual i . The β and γ parameters are the coefficients for mean and dispersion, respectively. Thus, β_0 and γ_0 are the intercepts, while β_C and γ_C are the coefficient for the individuals harvested during the second sampling campaign. β_E and γ_E are deviation parameters for each ecosystem e , and β_P and γ_P are hierarchical intercepts for each plot within ecosystem p . β_{1E} and γ_{1E} are the slopes linking taxonomic diversity to mean and dispersion within each ecosystem. We used weakly informativ priors to optimize posterior sampling with appropriate constraints and scaling, without eliciting actual knowledge are defined as follow, with *hstudent* being a truncated student-t distribution defined over positive values:

$$\begin{aligned}
 \beta_0 &\sim \text{student}(3, x, 10) & \gamma_0 &\sim \text{student}(3, 0, 10) \\
 \beta_C &\sim \text{student}(3, 0, 5) & \gamma &\sim \text{student}(3, 0, 5) \\
 \beta_E &\sim \text{student}(3, 0, 5) & \gamma &\sim \text{student}(3, 0, 5) \\
 \beta_{1E} &\sim \text{student}(3, 0, 5) & \gamma_{1E} &\sim \text{student}(3, 0, 5) \\
 \sigma_{\beta_P} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5) & \sigma_{\gamma_P} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5)
 \end{aligned}$$

With x a scalar automatically scaled by the *brms* package to represent the data.

When modelling the response of species trait distribution to the diversity gradient, we modeled both species intercepts and slopes as distributed multinormally with estimated covariance matrix. The complete formulation of the model M_{sp3} is as follow

$$\begin{aligned}
 y_i &\sim f(\mu_i, \phi_i) \\
 g_1(\mu_i) &= \beta_0 + \beta_C + \beta_E + \beta_P + \beta_S + \beta_{1S} \text{diversity}_i \\
 \log(\phi_i) &= \gamma_0 + \gamma_C + \gamma_E + \gamma_P + \gamma_S + \gamma_{1S} \text{diversity}_i \\
 \beta_P &\sim \text{normal}(0, \sigma_{\beta_P}) \\
 \gamma_P &\sim \text{normal}(0, \sigma_{\gamma_P}) \\
 \begin{bmatrix} \beta_S \\ \beta_{1S} \\ \gamma_S \\ \gamma_{1S} \end{bmatrix} &= \text{MVNormal}\left(\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, S\right)
 \end{aligned}$$

S being a covariance matrix computed as follow:

$$S = \begin{bmatrix} \sigma_{\beta_S} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_{\beta_{1S}} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_{\gamma_S} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{\gamma_{1S}} \end{bmatrix} R \begin{bmatrix} \sigma_{\beta_S} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_{\beta_{1S}} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_{\gamma_S} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{\gamma_{1S}} \end{bmatrix}$$

Where R is an estimated 4x4 correlation matrix. The priors for this model are follow, the LKJcorr distribution being a modified beta distribution to be a prior of correlation matrices.

$$\begin{aligned}
 \beta_0 &\sim \text{student}(3, x, 10) & \gamma_0 &\sim \text{student}(3, 0, 10) \\
 \beta_C &\sim \text{student}(3, 0, 5) & \gamma_C &\sim \text{student}(3, 0, 5) \\
 \beta_E &\sim \text{student}(3, 0, 5) & \gamma_E &\sim \text{student}(3, 0, 5) \\
 \sigma_{\beta_P} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5) & \sigma_{\gamma_P} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5) & R &\sim \text{LKJcorr}(2) \\
 \sigma_{\beta_S} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5) & \sigma_{\gamma_S} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5) \\
 \sigma_{\beta_{1S}} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5) & \sigma_{\gamma_{1S}} &\sim \text{hstudent}(3, 0, 5)
 \end{aligned}$$

Model diagnosis

Sampling behaviors

The *No-U-Turn sampler* implemented in stan returned several diagnostics. For every model, we ensured that there were no divergent transitions. Divergent transitions arise when the curvature of an area of the posterior surface is too high to be adequately

explored by the sampler. This diagnostic is very important, and this situation shall be avoided, because it leads to biased estimates (Gelman *et al.* 2013). Well chosen priors and the cleverly parametrized stan code produced by *brms* (Bürkner 2018) avoided such suboptimal sampling behavior, and parametrizing the step size at 0.95 in the sampler was sufficient to fit every model without divergences. Once the sampler behaves correctly, the second important concern is the mixing of the different chains. The chains represent independent instances of posterior surface exploration, beginning at various starting points. A rule of thumb is that a Gelman-Rubin split \hat{R} greater than 1.1 indicates bad mixing of chains (Gelman *et al.* 2013). Every \hat{R} in the models were lower than 1.01. We also inspected each chain visually to ensure the absence of problematic behaviors. Each chain were constituted of 2000 iterations including 1000 warm-up iterations.

Posterior-Predictive checks

We checked that models recovered key features of data by confronting visually predicted and observed distributions.

Community level

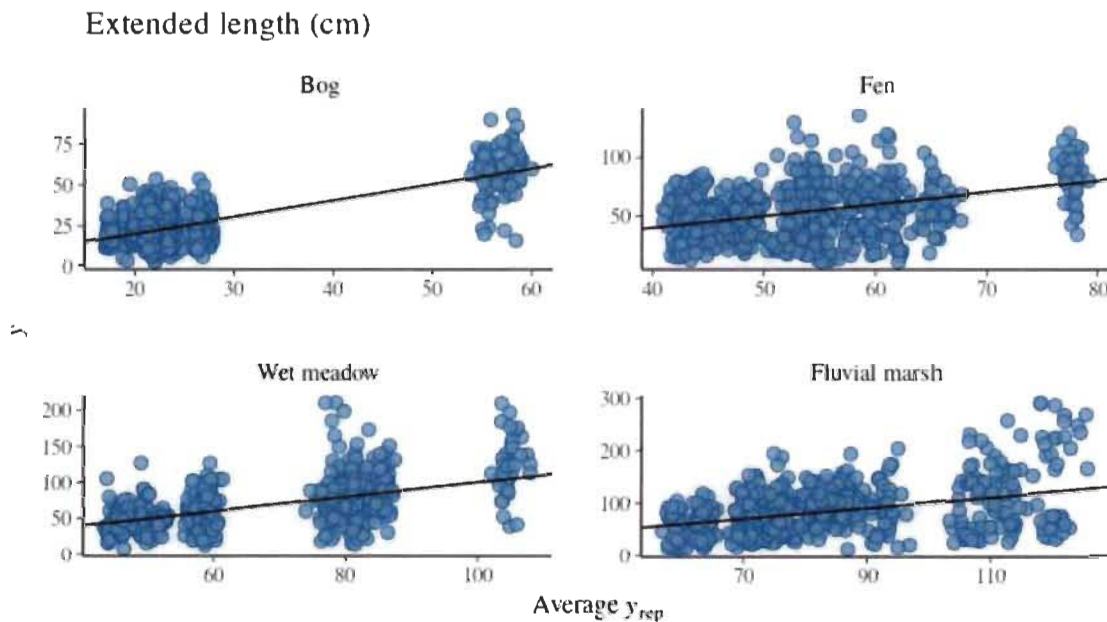


Figure A1: Fit between observed and predicted extended length values within each ecosystems. Line represent a 1:1 line.

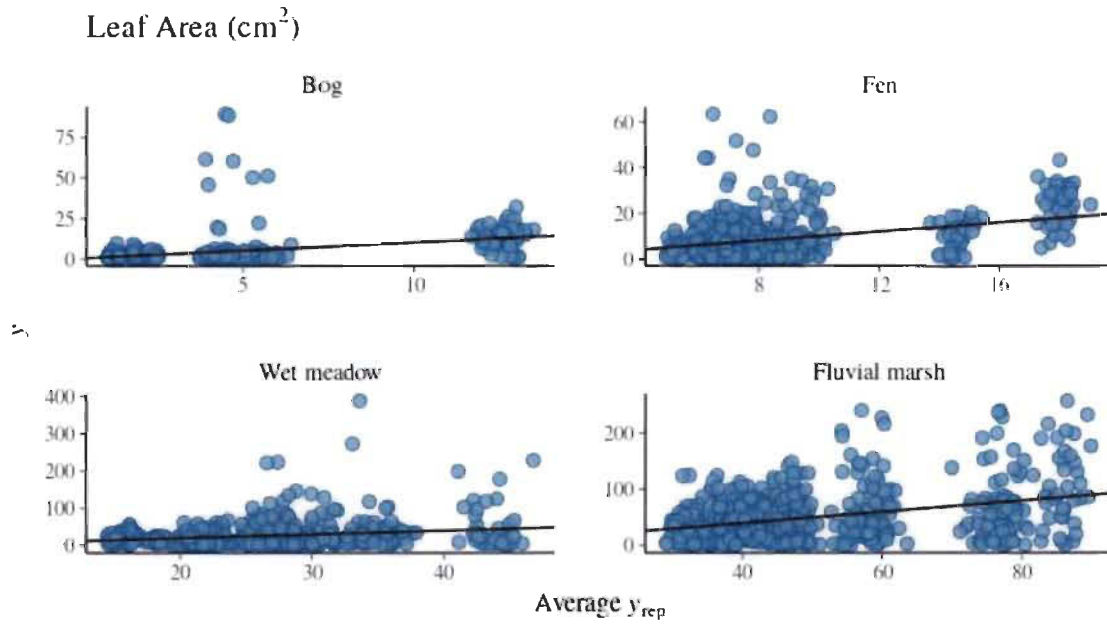


Figure A2: Fit between observed and predicted leaf area values within each ecosystems. Line represent a 1:1 line.

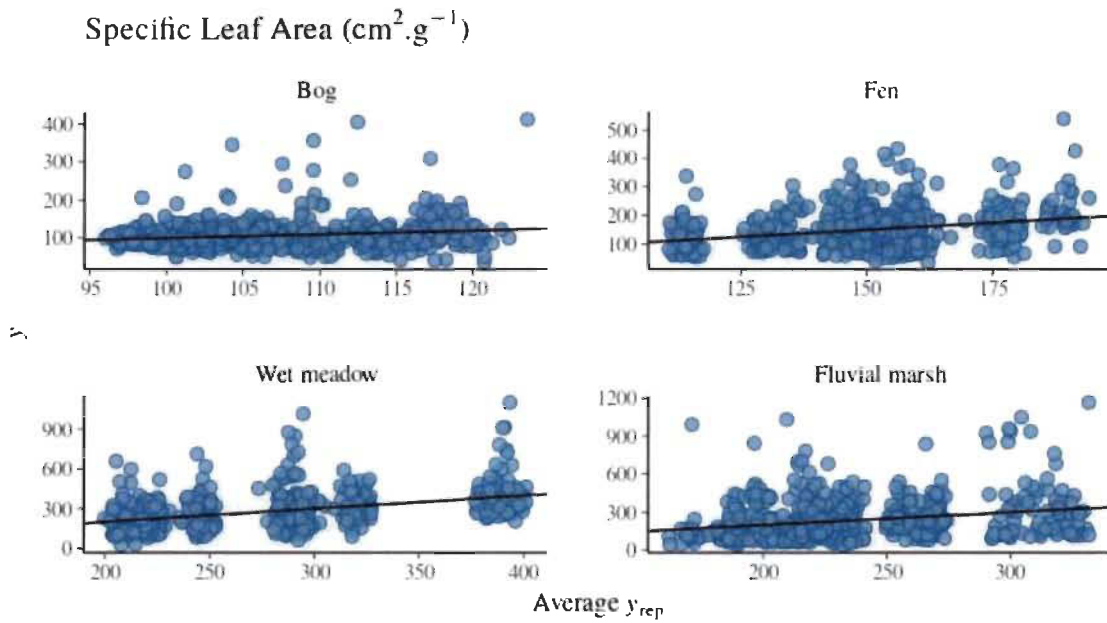


Figure A3: Fit between observed and predicted specific leaf area values within each ecosystems. Line represent a 1:1 line.

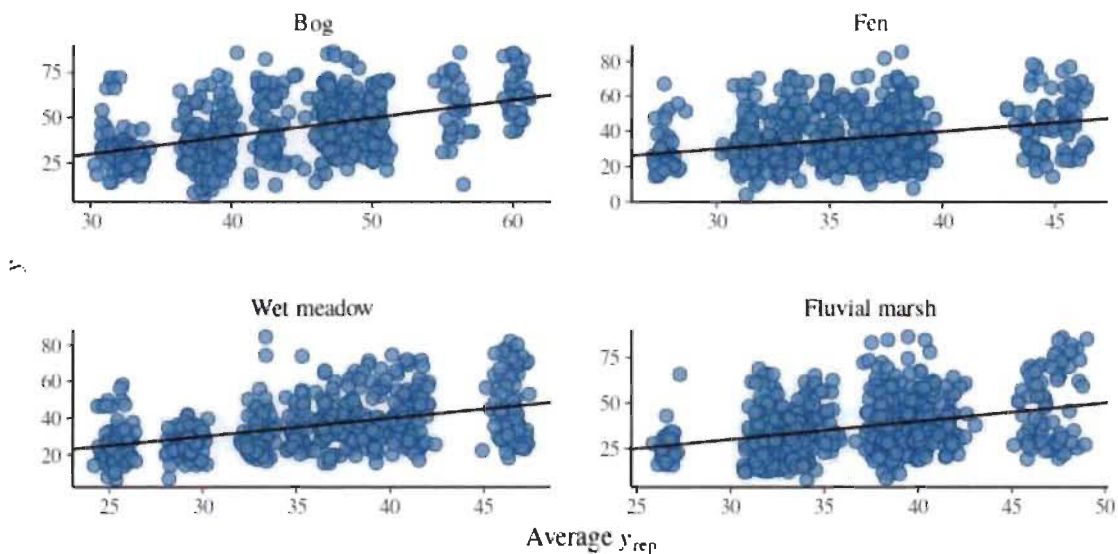
Chlorophyll content ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)

Figure A4: Fit between observed and predicted superficial chlorophyll values within each ecosystems. Line represent a 1:1 line.

Leaf angle (?)

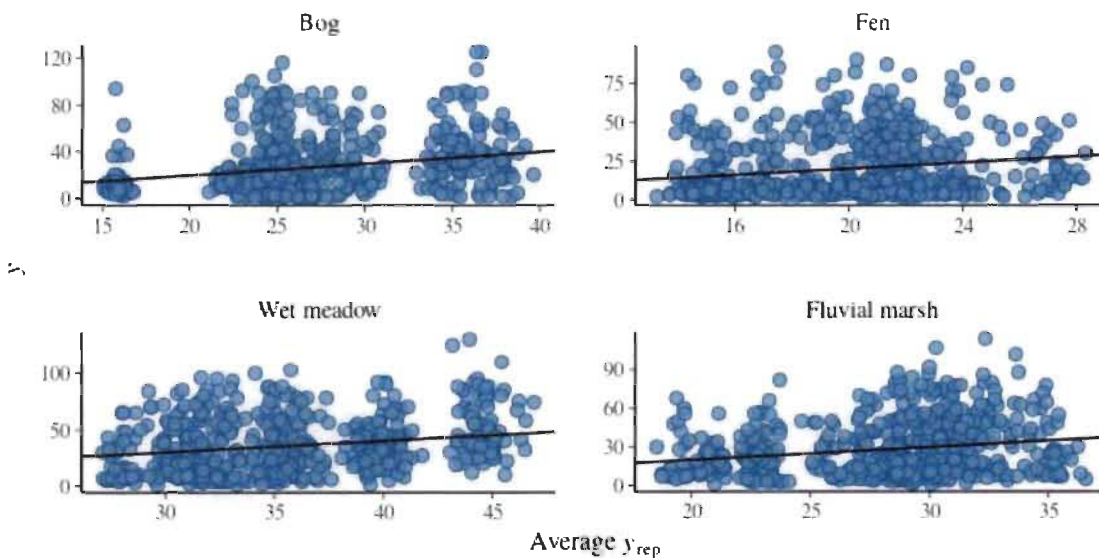


Figure A5: Fit between observed and predicted leaf angle values within each ecosystems. Line represent a 1:1 line.

Leaf Dry Matter Content ($\text{g}_{\text{dry}} \cdot \text{g}_{\text{fresh}}^{-1}$)

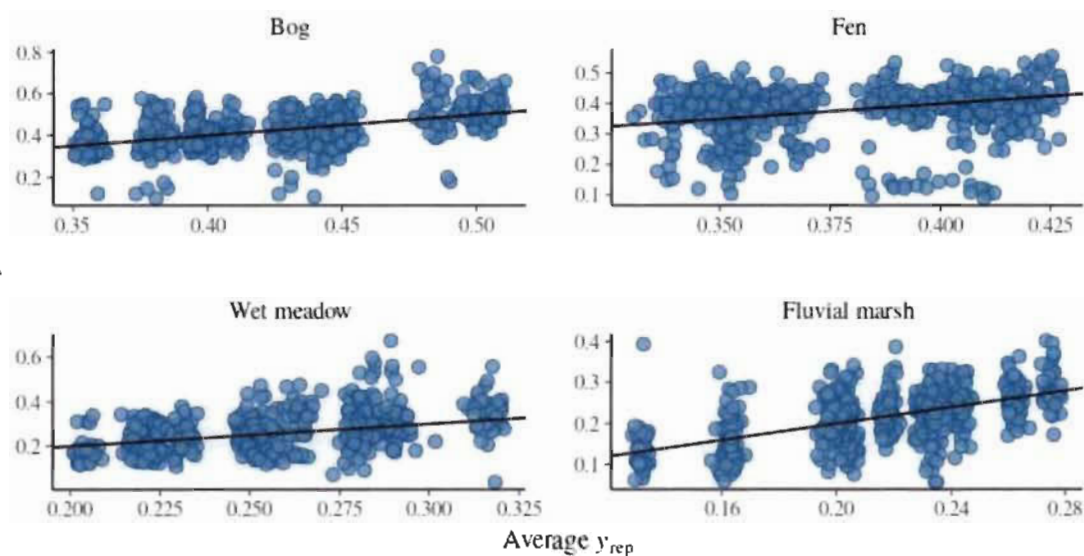


Figure A6: Fit between observed and predicted leaf dry matter content values within each ecosystems. Line represent a 1:1 line.

Flavonoids ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$)

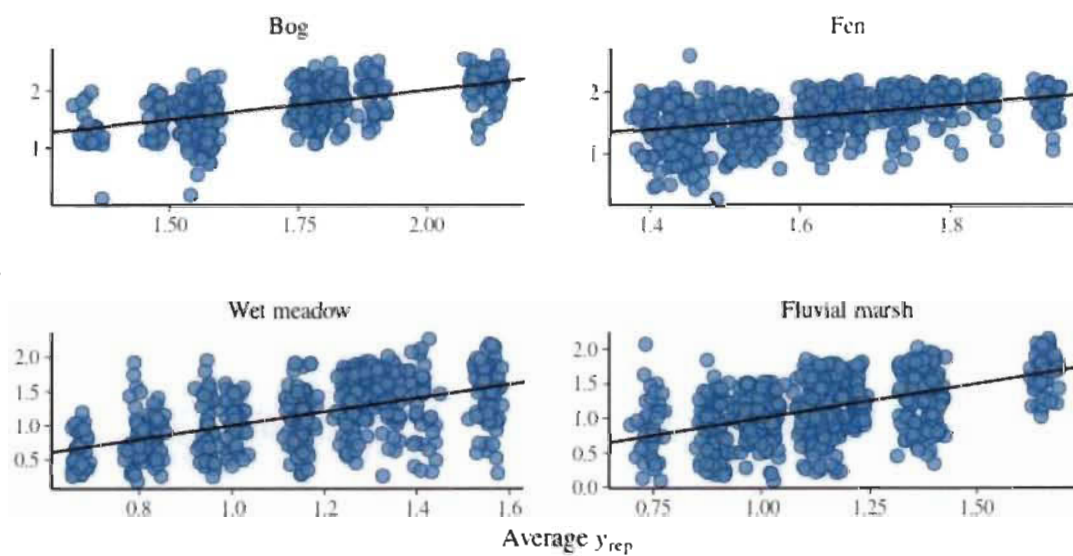


Figure A7: Fit between observed and predicted flavonoids values within each ecosystems. Line represent a 1:1 line.

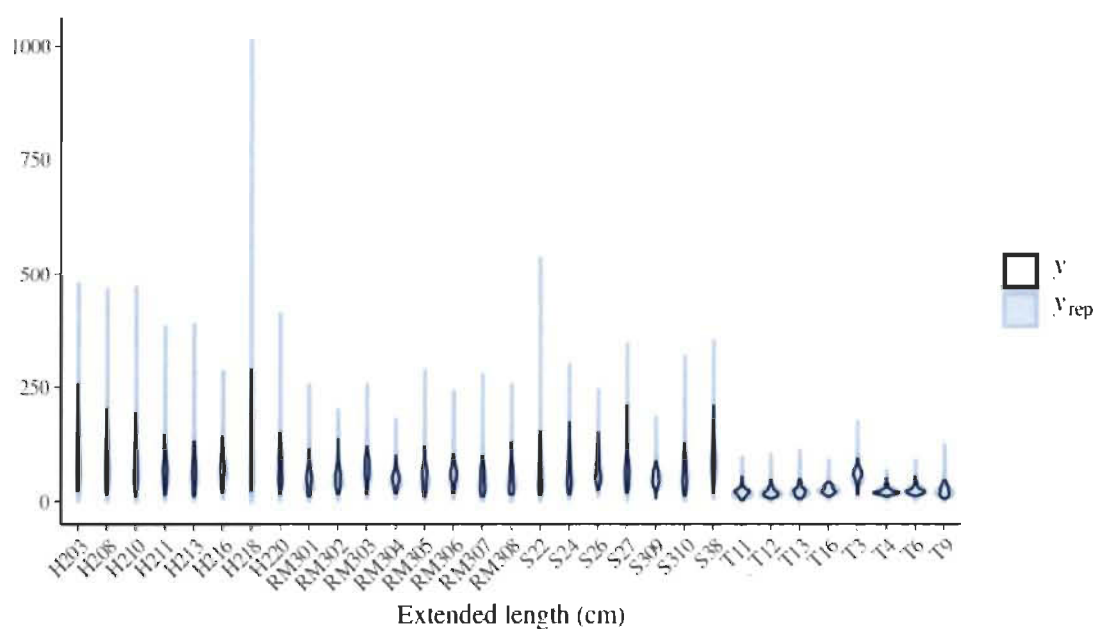


Figure A8: Violin plots representing the observed and predicted extended length distribution of each communities

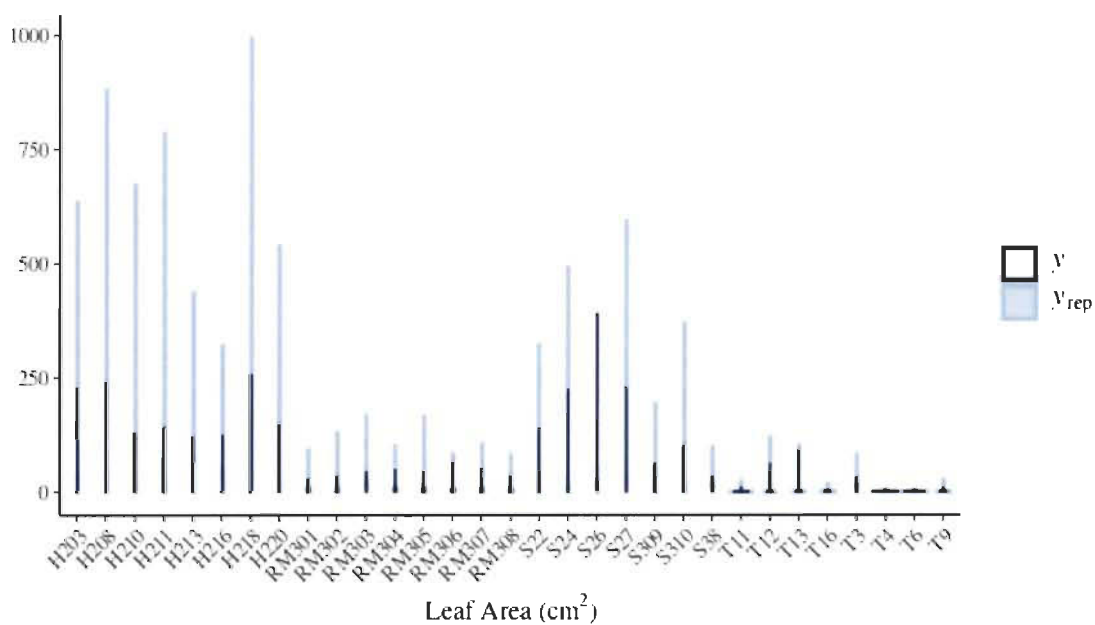


Figure A9: Violin plots representing the observed and predicted leaf area distribution of each communities

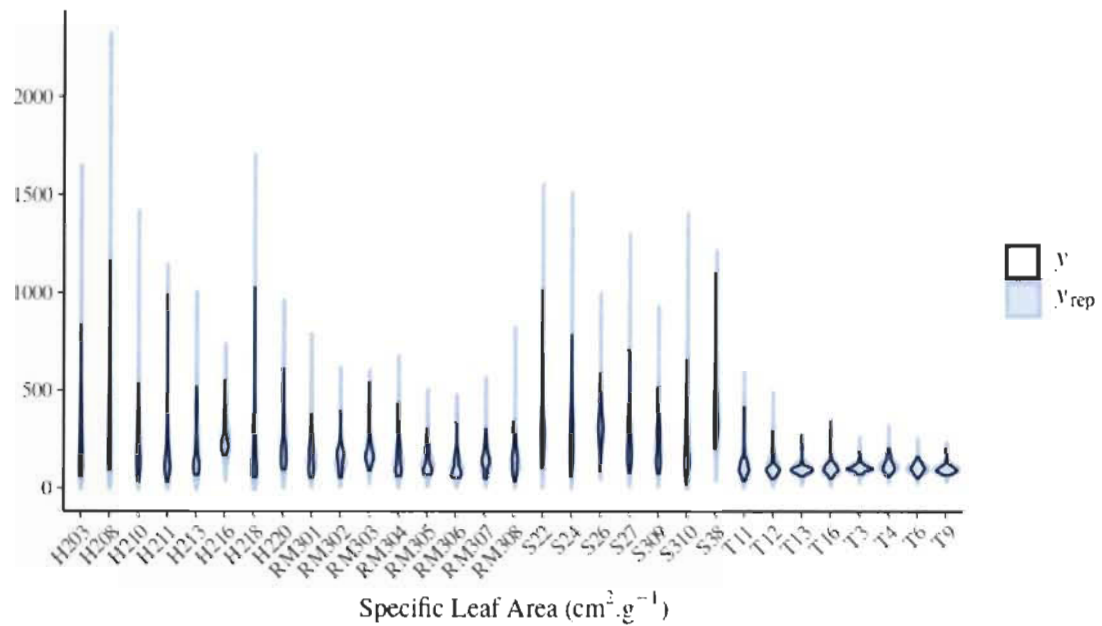


Figure A10: Violin plots representing the observed and predicted specific leaf area distribution of each communities

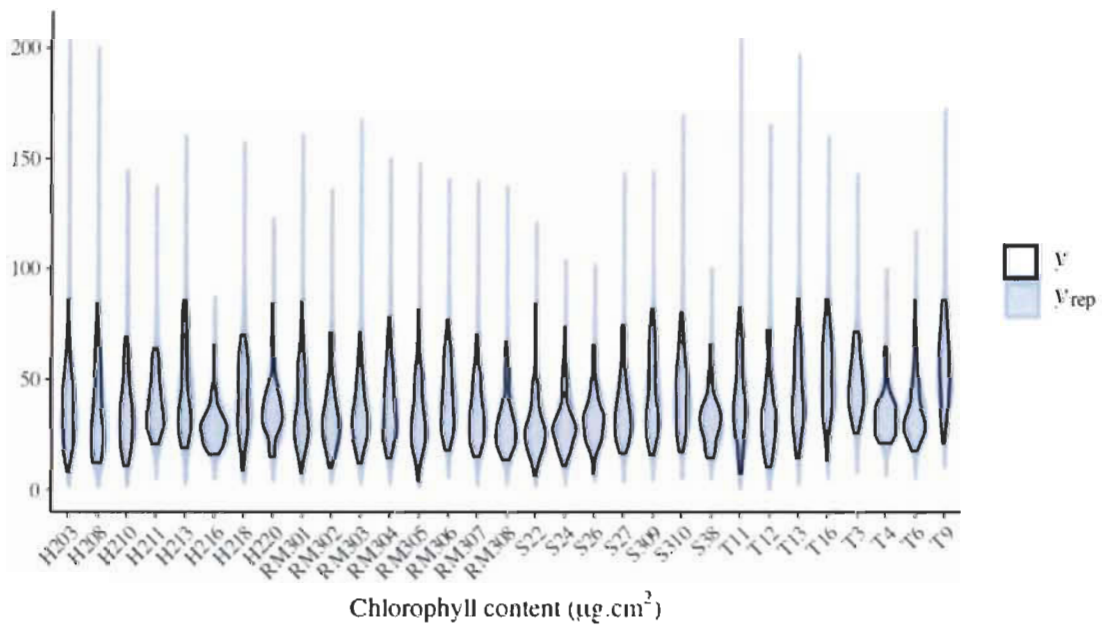


Figure A11: Violin plots representing the observed and predicted superficial chlorophyll distribution of each communities

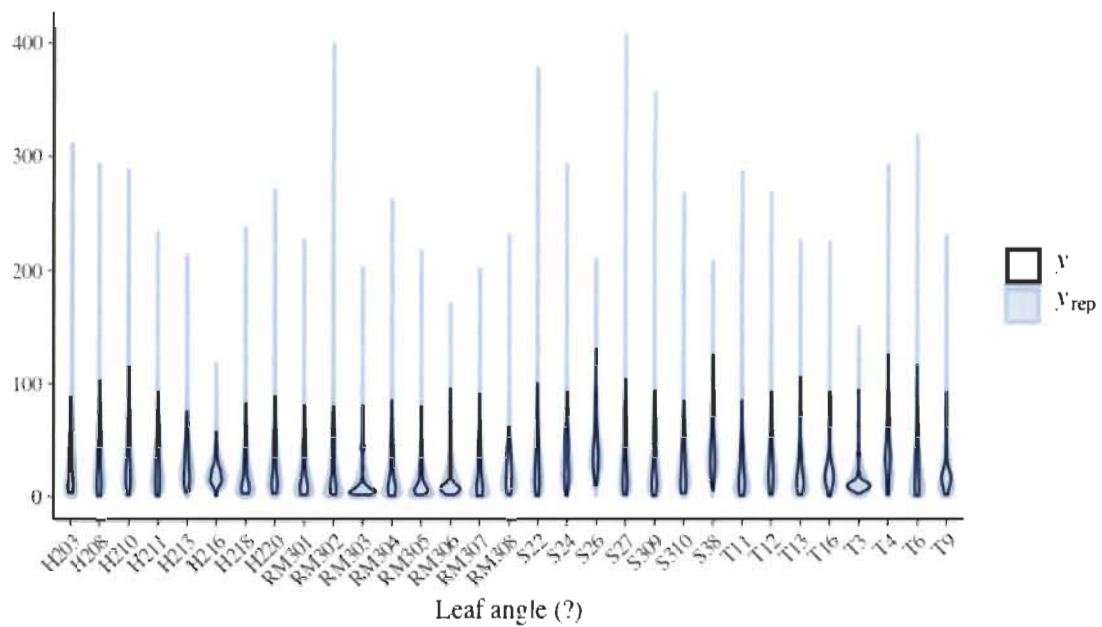


Figure A12: Violin plots representing the observed and predicted leaf angle distribution of each communities

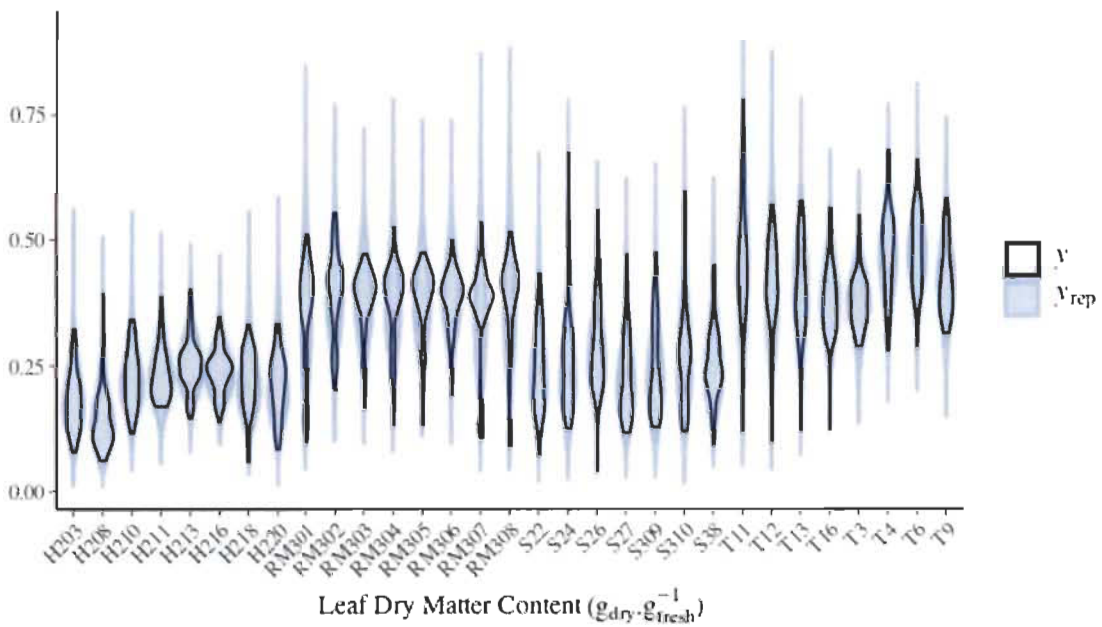


Figure A13: Violin plots representing the observed and predicted leaf dry matter content distribution of each communities

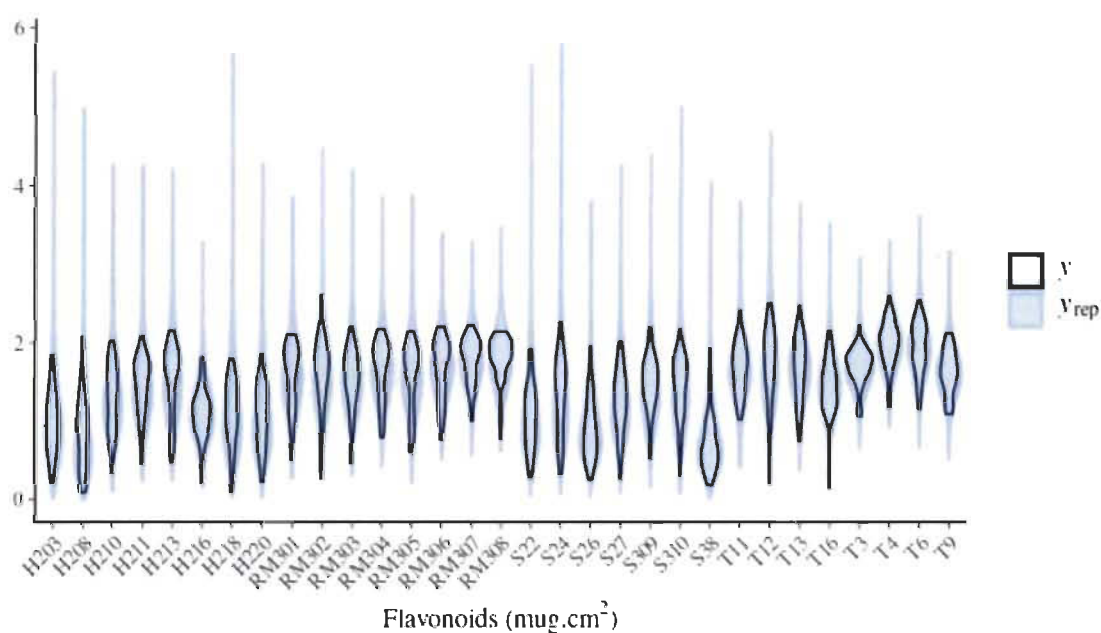


Figure A14: Violin plots representing the observed and predicted flavonoids distribution of each communities

Species level

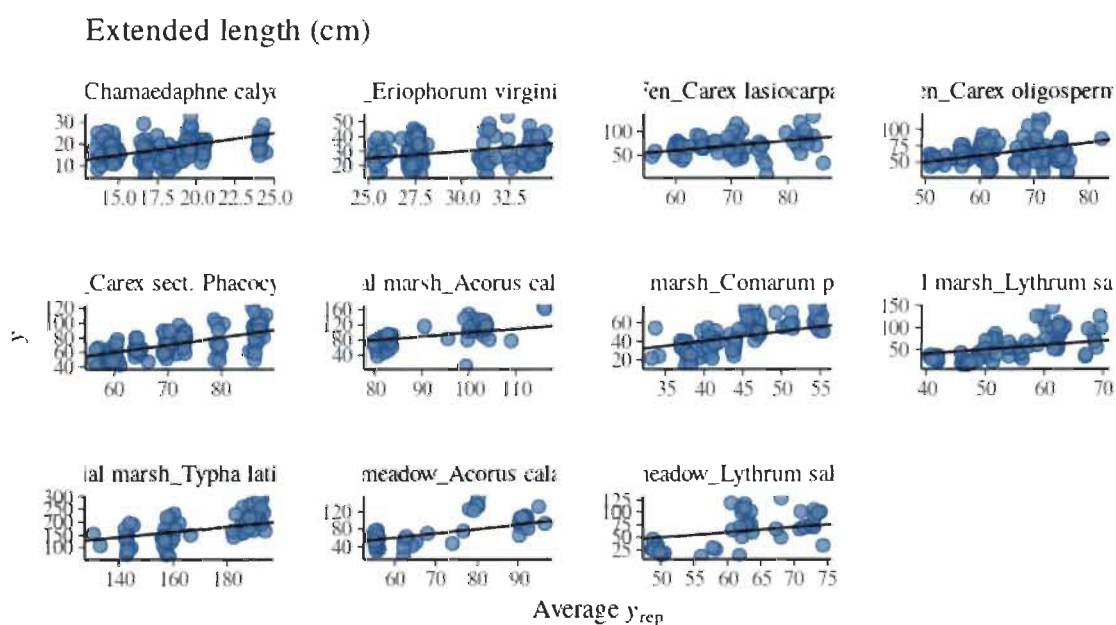


Figure A15: Fit between observed and predicted extended length values for each species in their. Line represent a 1:1 line.

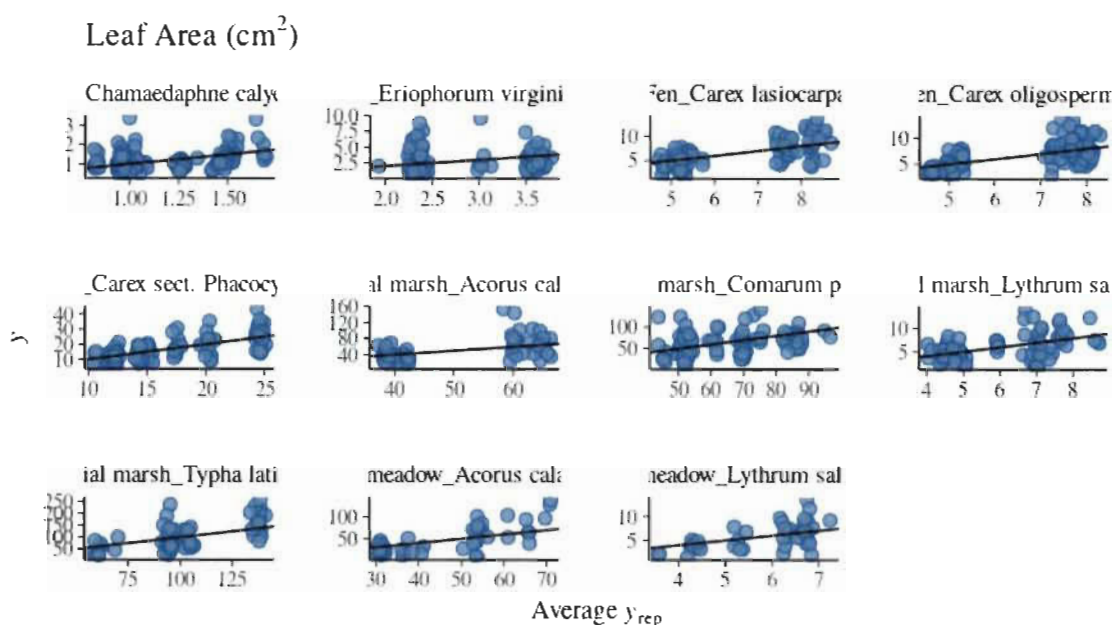


Figure A16: Fit between observed and predicted leaf area values for each species in their. Line represent a 1:1 line.

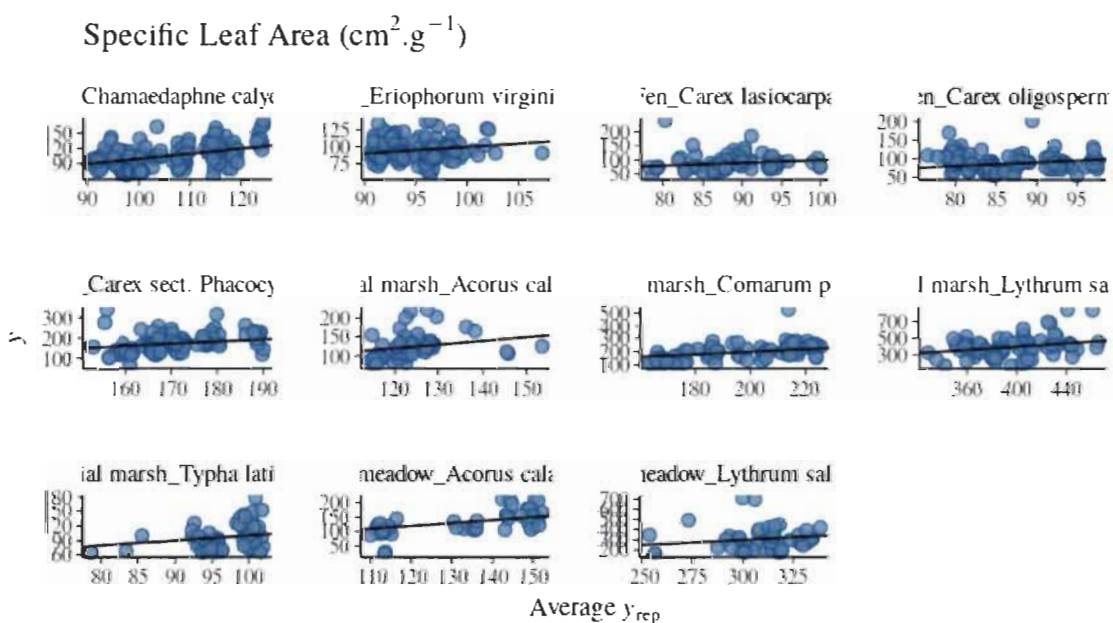


Figure A17: Fit between observed and predicted specific leaf area values for each species in their. Line represent a 1:1 line.

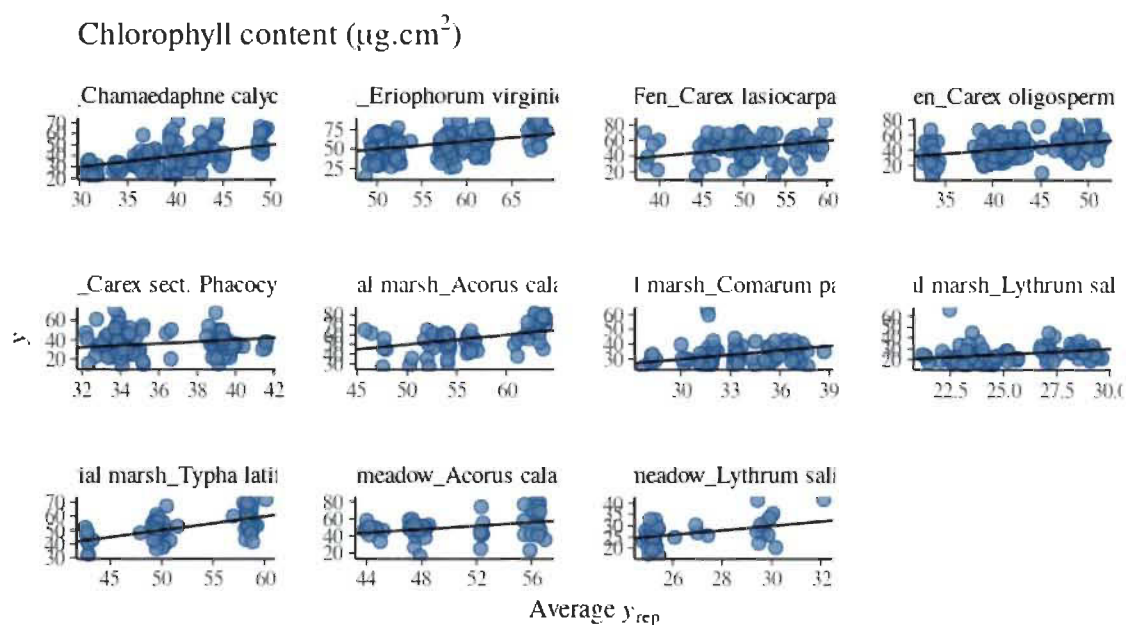


Figure A18: Fit between observed and predicted superficial chlorophyll values for each species in their. Line represent a 1:1 line.

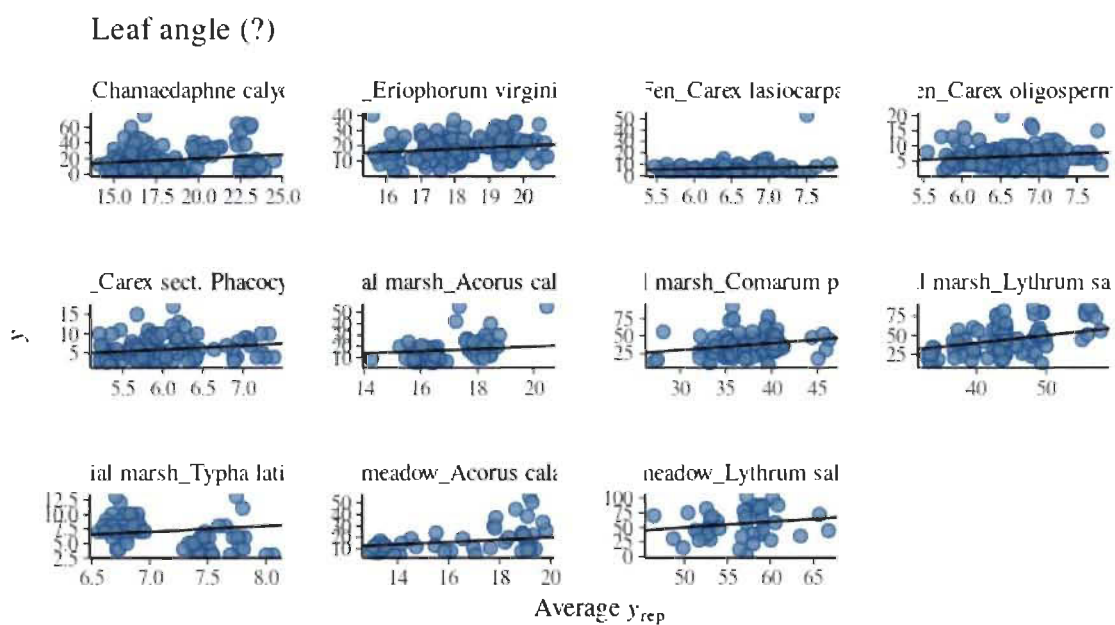


Figure A19: Fit between observed and predicted leaf angle values for each species in their. Line represent a 1:1 line.

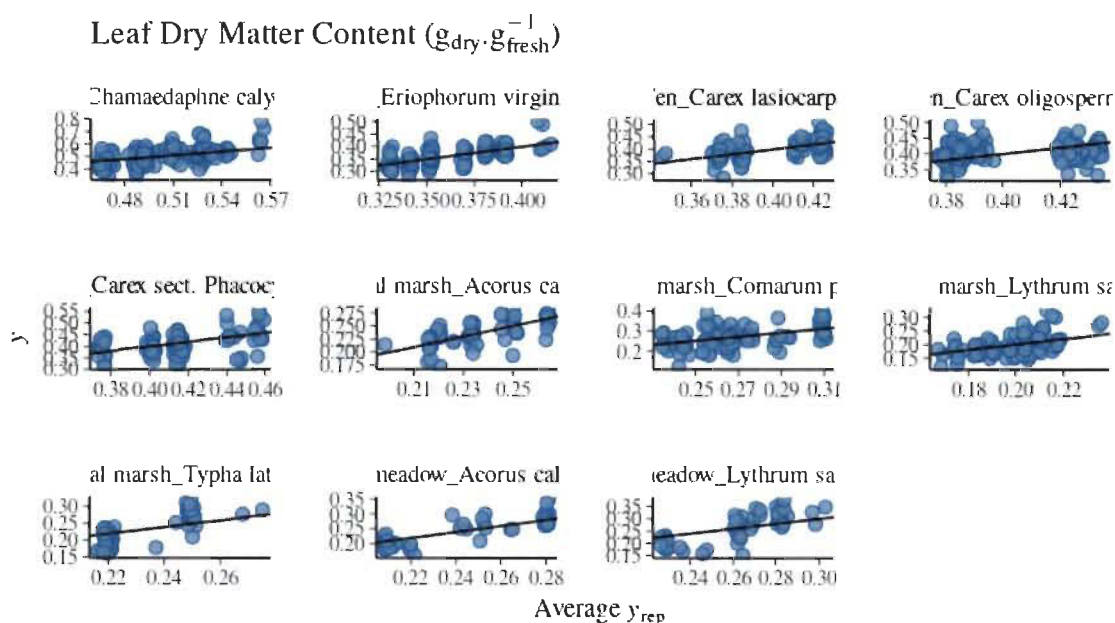


Figure A20: Fit between observed and predicted leaf dry matter content values for each species in their. Line represent a 1:1 line.

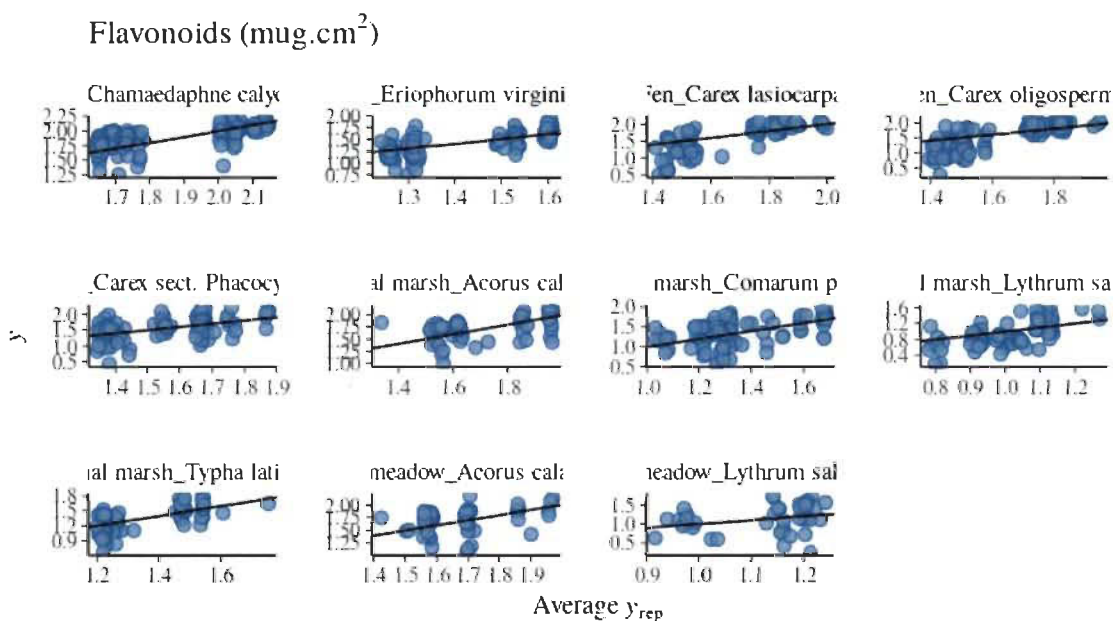


Figure A21: Fit between observed and predicted flavonoids values for each species in their. Line represent a 1:1 line.

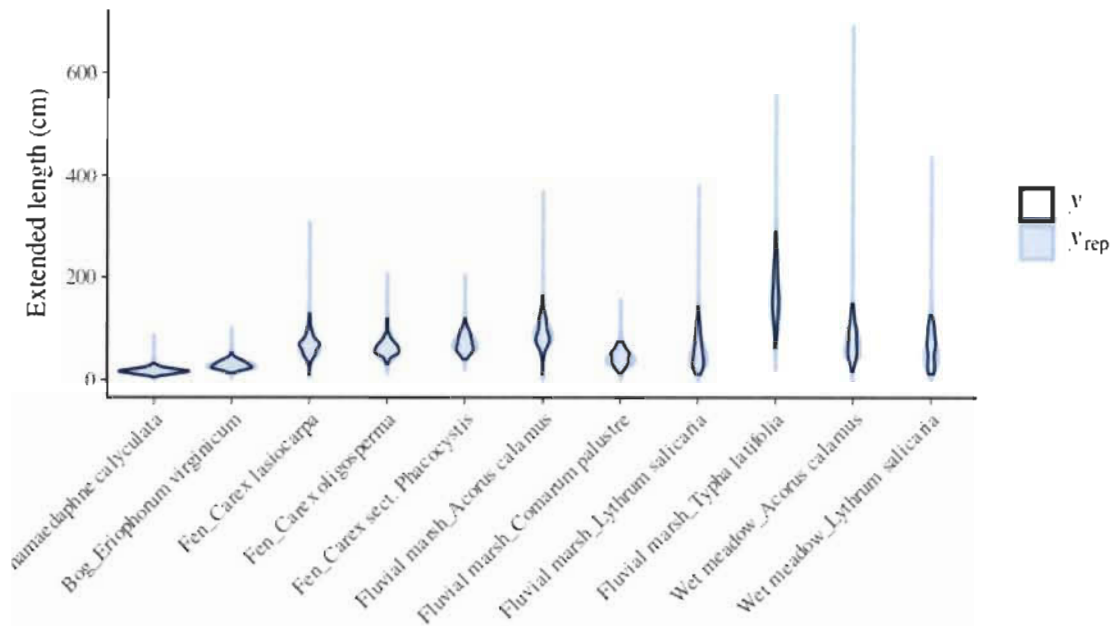


Figure A22: Violin plots representing the observed and predicted extended length distribution of each dominant species in their ecosystems.

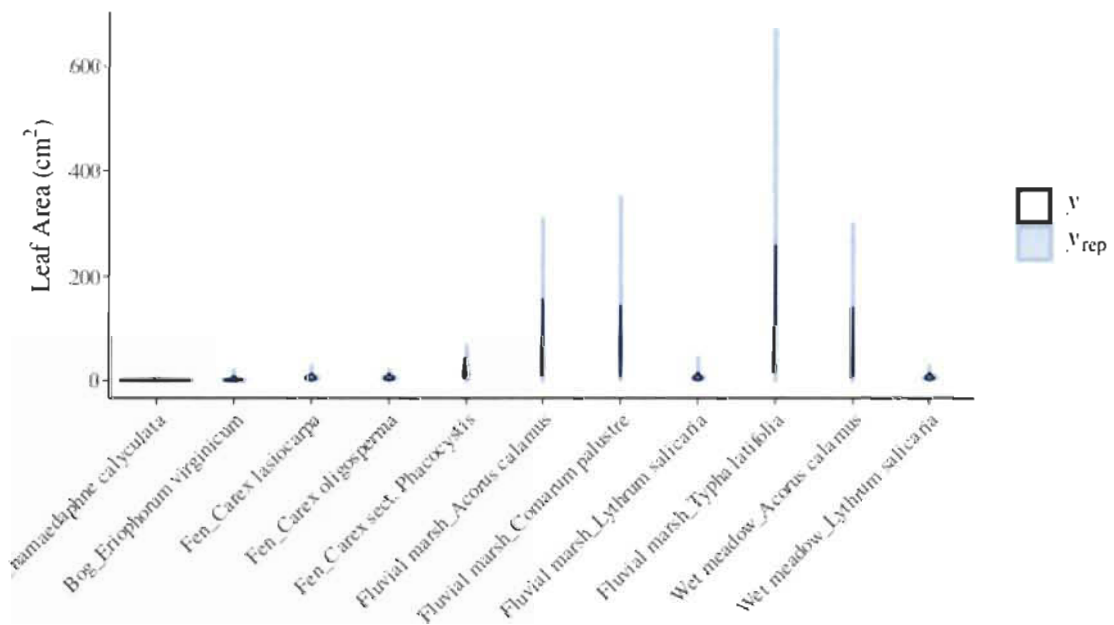


Figure A23: Violin plots representing the observed and predicted leaf area distribution of each dominant species in their ecosystems.

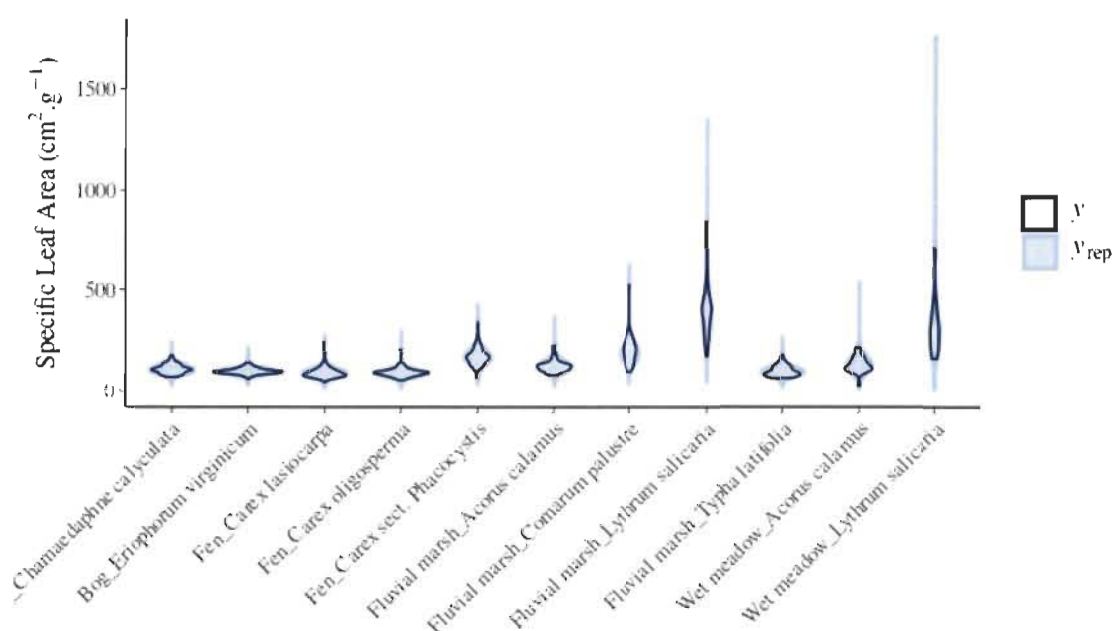


Figure A24: Violin plots representing the observed and predicted specific leaf area distribution of each dominant species in their ecosystems.

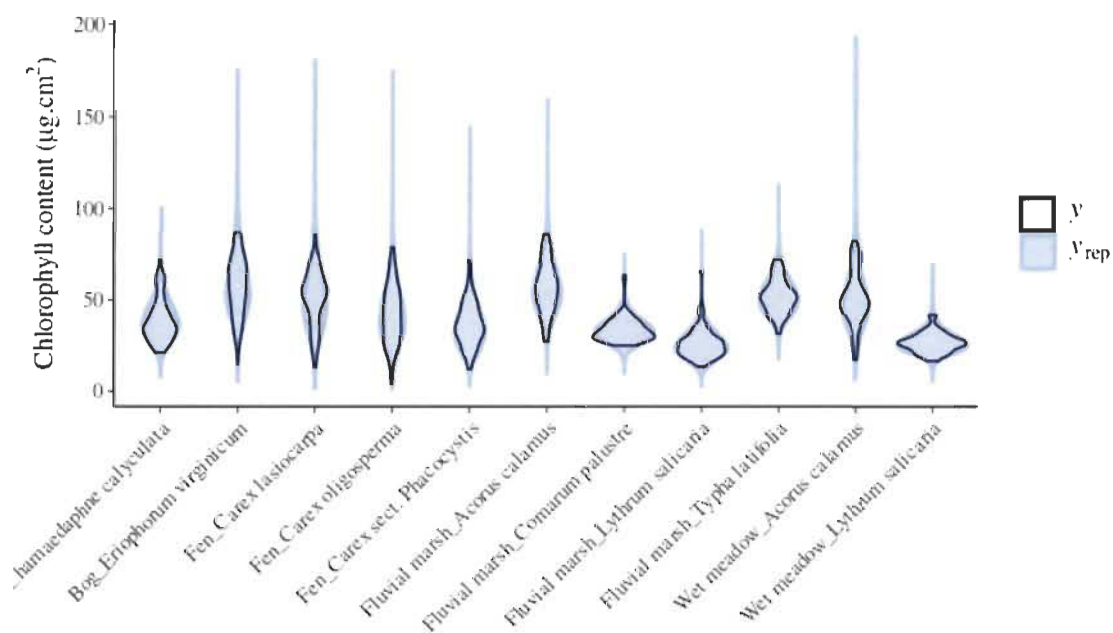


Figure A25: Violin plots representing the observed and predicted superficial chlorophyll distribution of each dominant species in their ecosystems.

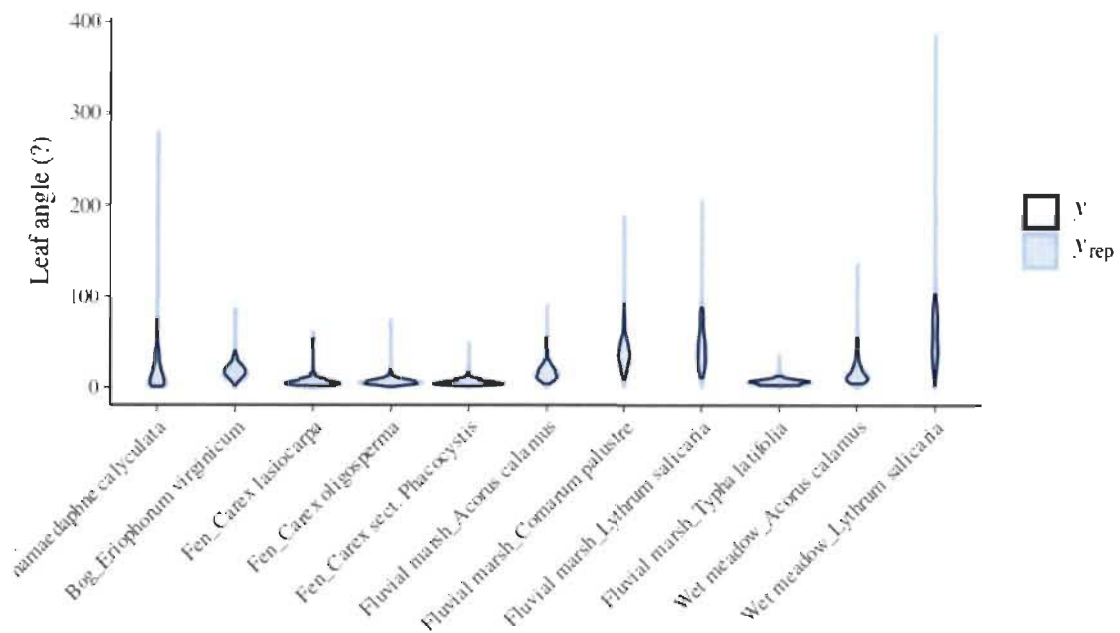


Figure A26: Violin plots representing the observed and predicted leaf angle distribution of each dominant species in their ecosystems.

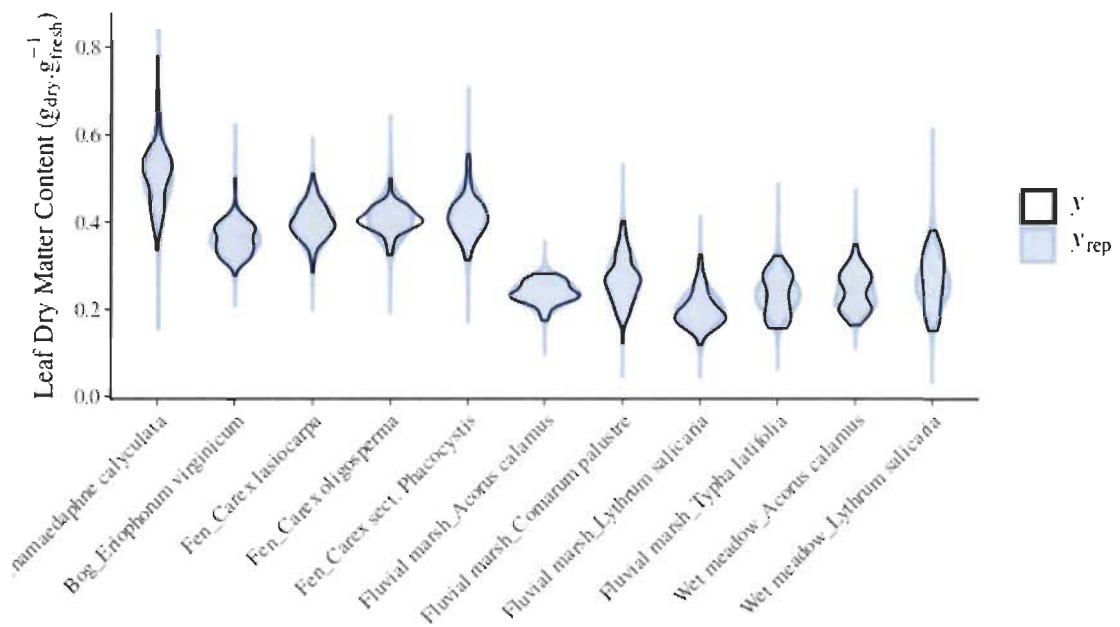


Figure A27: Violin plots representing the observed and predicted leaf dry matter content distribution of each dominant species in their ecosystems.

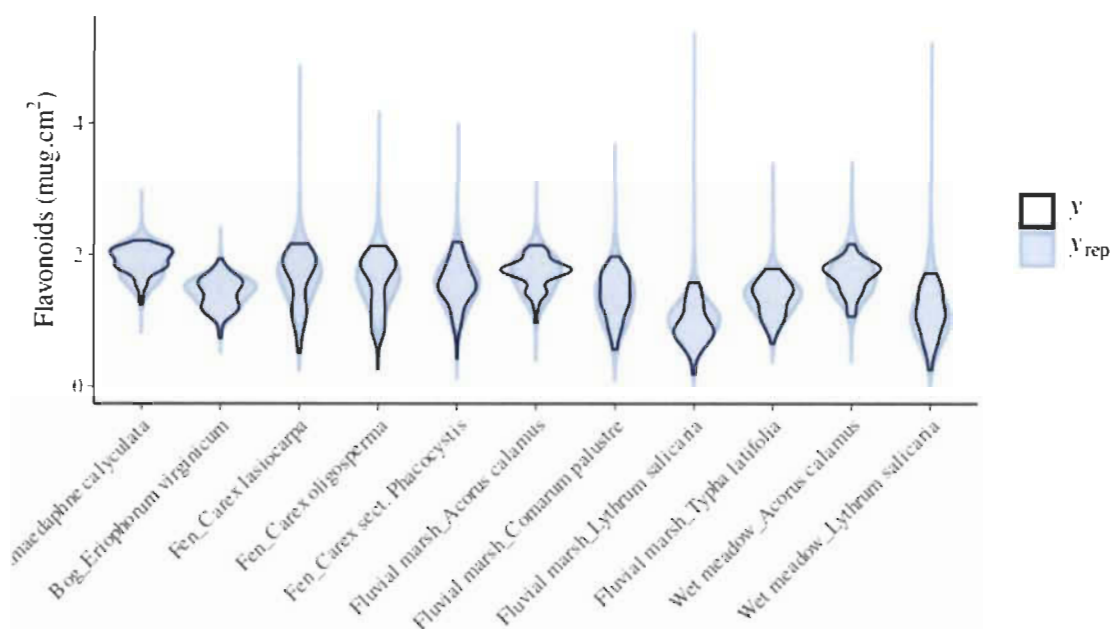


Figure A28: Violin plots representing the observed and predicted flavonoids distribution of each dominant species in their ecosystems.

Literature cited

- Bürkner, P.-C. Advanced Bayesian Multilevel Modeling with the R Package brms. R J. 10, 395–411 (2018).
- Gelman, A. et al. Bayesian data analysis. (Chapman and Hall/CRC, 2013).
- Rigby, R. A. & Stasinopoulos, D. M. Generalized additive models for location, scale and shape. Appl. Stat. 54, 507–554 (2005).
- Smyth, G. K. Generalized Linear Models with Varying Dispersion. J. R. Stat. Soc. Ser. B 51, 47–60 (1989).

Chapitre 3. Discussion et conclusion

Dans l'article ci-haut, nous avons démontré qu'un même gradient biotique pouvait 1) avoir des conséquences différentes suivant les conditions abiotiques dans lesquels il prend place (ce qui est assez communément admis), 2) que ce même gradient biotique sélectionnait pour des valeurs et des dispersions particulières de traits à l'échelle de la communauté et 3) que le nombre d'espèces avec lesquelles une espèce coexiste est directement relié aux distributions de trait qu'elle exhibe ainsi qu'à sa démographie. Ainsi, l'assemblage de communautés diverses semble fortement dépendant de l'existence des stratégies contrastées d'utilisation de la plasticité dans le réservoir régional d'espèces. Ceci permet de faire le lien entre la sélection naturelle, selon laquelle des populations peuvent potentiellement se différencier par partitionnement des ressources (quoique le potentiel de spéciation sympatrique, sans aucun isolement temporel ou spatial, soit fortement discuté, voir par exemple Bolnick & Fitzpatrick 2007). Dans ce qui suit, je vais discuter de considérations plus théoriques autour de la « théorie de la coexistence », qui, je le crains, est parfois employée hors de son champ d'application.

3.1. Coexistence

3.1.1. *Maintenance de la diversité*

L'article le plus accessible qui a rassemblé et résumé l'école dominante dans l'étude de la coexistence entre espèces s'appelle *Mechanisms of Maintenance of Species diversity* (Chesson 2000). Cet article formule une généralisation pour des communautés multi-espèces des équations différentielles qui rendent phénoménologiquement compte des interactions entre deux espèces. De l'équation suivante, il est déduit deux mécanismes capables de maintenir la coexistence entre plusieurs espèces. Il est important de noter que l'article approche aussi d'autres mécanismes majeurs capables de maintenir la coexistence (*storage effect*, fluctuation temporelle de la ressource, variabilité spatiale). Selon cette théorie, la coexistence de différentes espèces dans le temps dépend de manière importante des fluctuations de l'environnement, et des réactions contrastées des espèces à ces fluctuations. Néanmoins, une part importante de la littérature s'est focalisée sur les

principes qui régissent la coexistence dans un environnement stable. Je vais rappeler l'équation principale qui décrit ces principes et illustrer par simulation le type de résultat auquel elle mène (fig. 3-1).

$$r_i = b_i(k_i - \bar{k}) + \frac{b_i(1 - \rho)D}{n - 1}$$

r_i est le taux de croissance à long terme de la population de l'espèce i . k_i représente une mesure de la valeur sélective de l'espèce i , \bar{k} représente la valeur sélective moyenne des populations dans la communauté, et b_i représente le taux de déclin du taux de croissance de l'espèce i lorsque la ressource décroît. On peut le voir comme un paramètre de sensibilité à la compétition proche du R^* de Tilman (1984). ρ est une mesure du chevauchement des niches dans la communautés. Un $\rho = 1$ correspond à une situation dans laquelle les espèces exploitent toutes les mêmes ressources. Plus faible, il sous-entend un partitionnement des niches, chaque espèce étant adaptée à exploiter une ressource plus ou moins particulière. n est le nombre d'espèces dans la communauté, et D est une constante positive.

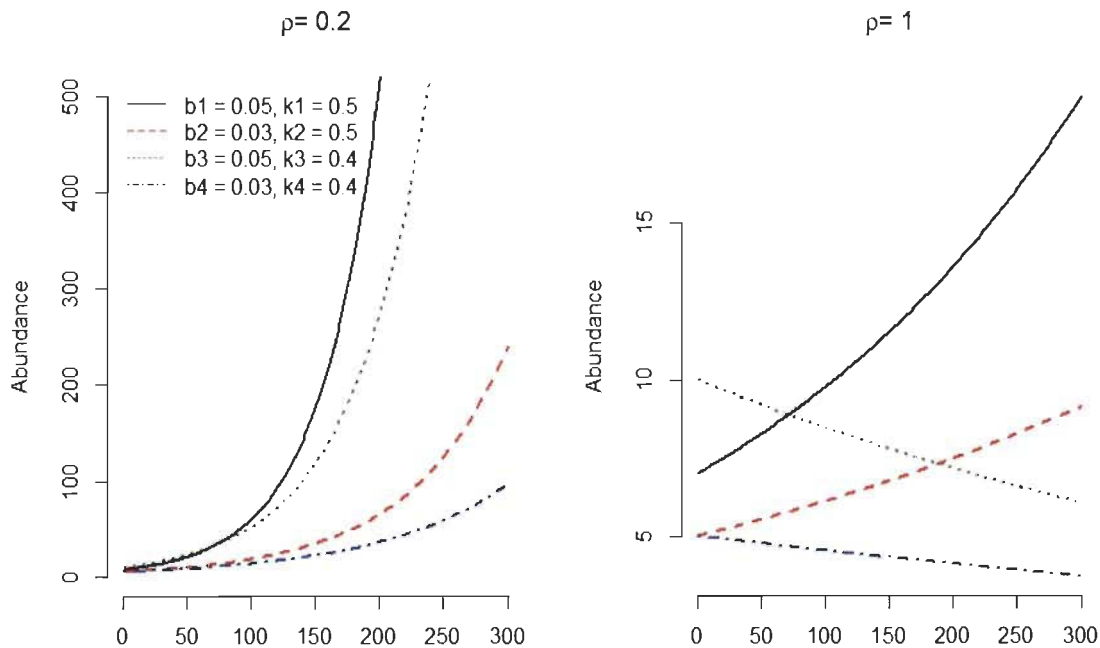


Figure 3-1: Simulation de la trajectoire de populations co-occurentes, avec des paramètres fixes de sensibilité à la compétition et de valeur sélective, mais avec deux conditions de chevauchement de niche. Le graphique de gauche représente un fort partitionnement des ressources entre espèces, alors que le graphique de droite représente un chevauchement de niches presque complet.

3.1.2. Densité-Dépendance

Selon la théorie précédente, deux mécanismes permettent le maintien de la diversité. Le *mécanisme égalisant* réduit la différence de valeur sélective entre les espèces. Ainsi, si certaines conditions environnementales ou des prédateurs diminuent systématiquement et suffisamment les capacités des espèces les plus compétitrices à dominer, la coexistence entre celles-ci et de moins bonnes compétitrices est rendue possible. Le second mécanisme, lui, est densité-dépendant. Si les niches des différentes espèces sont différenciées, les individus d'une espèce exploitent les ressources de manière plus similaire que les individus d'autres espèces. Dans ce cas, lorsque la densité d'une espèce est élevée, la compétition intraspécifique provoque une diminution du taux de croissance de celle-ci. Lorsque la densité d'une espèce diminue, la compétition intraspécifique diminue elle aussi, et, toute chose étant égale par ailleurs, le taux de croissance d'une espèce rare devrait être supérieur que lorsqu'elle est dominante. Pour que la coexistence à long terme soit possible, la différenciation de niche doit conceptuellement égaler ou surpasser les différences de valeur sélective. Le Bagousse-Pinguet et al. (2014) ont toutefois amené une idée intéressante : le chevauchement des niches de différentes espèces peut permettre la convergence vers un phénotype idéal. Tous les individus possédant ce phénotype seraient dès lors égaux dans leur exploitation des ressources, et le chevauchement des niches permettrait d'égaliser les taux de croissance.

Les équations qui ont permis l'établissement de ces principes sont des équations différentielles, qui décrivent le taux de croissance des populations d'une communauté d'une saison de reproduction à l'autre. Ce cadre théorique explicite bien les conditions nécessaires à la *maintenance* de communautés diversifiées, dans le temps. En absence de différenciation de niches, l'espèce la plus compétitrice devrait à terme monopoliser complètement les ressources et empêcher toute coexistence. La figure 3-1 (panneau droit) illustre comment, avec un chevauchement complet des niches, les espèces aux plus hauts taux de croissance et les moins sensibles à la compétition devraient l'emporter et exclure

les autres en croissant exponentiellement. La validité de cette description phénoménologique en écologie végétale a été montrée en conditions naturelles par certaines (rares) études, qui ont été permises par l'existence de fantastiques jeux de données qui décrivaient des séries temporelles de croissances d'individus (Clark 2010, Kunstler *et al.* 2015) ou de populations (Tredennick *et al.* 2017, Chu & Adler 2015) dans un même voisinage, avec ou sans références aux traits fonctionnels.

3.2. Écologie des communautés

Néanmoins, selon ma compréhension la plus récente, cette théorie n'aborde pas la coexistence des espèces à un temps donné. Elle n'explique pas pourquoi, à un temps donné, certaines communautés dans un paysage sont constituées de trois espèces et d'autres de 14. Il serait ainsi trompeur de penser que des communautés plus diversifiées « coexistent plus », dans le sens où les mécanismes permettant la coexistence d'espèces seraient plus forts. Ce que cette théorie explique, c'est pourquoi toutes les communautés, dans le temps, conservent un certain nombre d'espèces et ne convergent pas vers des monocultures stables des espèces les plus localement adaptées. En cas de différenciation de niche, une monoculture ne pourrait pas se maintenir, car le taux de croissance d'une espèce diminue avec sa densité si ses individus exploitent similairement des ressources. De la même manière, en cas de chevauchement complet des niches spécifiques et d'un environnement stable, aucune communauté diversifiée n'est possible dans le temps.

Les méthodes généralement employées dans l'étude de la coexistence au sein des communautés à un temps donné peuvent difficilement établir une correspondance entre les patrons observés et les mécanismes théoriques *égalisant* et *stabilisant* : ils ne correspondent pas à la même échelle. La comparaison des patrons observés de dispersion de traits et de ratio de variance communautaires et spécifiques à ceux produits par le brassage aléatoire des données sont les méthodes principalement utilisées. Une sur-dispersion des données à l'extrémité d'un gradient de diversité est interprétée comme relevant d'un processus de limite-à-la-similarité : les individus ou les espèces en présence sont plus diversifiées que si on les tirait aléatoirement dans le réservoir régional d'espèces (ce qui, je crois, revient le plus souvent à tirer les espèces en proportion de leur abondance

moyenne dans les multiples communautés mesurées, mais les modèles nuls peuvent-être sophistiqués et revêtir des sens différents). Ces résultats ne peuvent pas démontrer si les conditions de coexistence à long terme sont réunies, mais décrivent les patrons d'organisation des espèces dans différents voisinages. Rien ne dit que l'année suivante, les espèces plus rares ne vont pas absolument dominer les communautés auparavant diversifiées, ou alors les espèces formant des monocultures disparaître (comme ce qui a été observé par Guillaume Rheault dans certaines des parcelles étudiées). Ces résultats n'ont pas moins de valeur pour autant, mais cherchent à répondre à une autre question : quels sont les mécanismes qui font des communautés plus ou moins diversifiées. Ils ne s'intéressent pas directement à savoir si les conditions de la maintenance d'une certaine richesse en espèces sont réunies. Comment savoir quel chevauchement moyen des distributions d'un trait mesuré à un temps t est nécessaire à une coexistence durable, et ce sans pouvoir quantifier les différences de valeur sélective ?

L'étude présentée ici ne s'inscrit de ce fait pas dans le cadre de la théorie de la coexistence de Chesson (2000). Elle insiste néanmoins sur un point important: représenter l'effet de la sélection par le nombre d'espèces voisines sur les phénotypes à l'intérieur des populations. Nous avons montré que la diversité du voisinage impactait les distributions de trait des espèces dominantes dans le paysage, et que la réaction démographique des espèces le long du gradient de diversité dépendait de leurs stratégies démographiques particulières. Ceci démontre l'existence claire d'un filtre individuel qui agit à l'intérieur des espèces, soit par la sélection de sous-populations adaptées à des variations de conditions biotiques, soit par une sélection agissant sur la plasticité phénotypique, qui permet l'adaptation d'un même génotype à un voisinage changeant. Comme souvent dans la nature, les deux sont probablement à l'œuvre, avec des conséquences évolutives.

Chapitre 4. Références

- Ackerly, D. D., and W. K. Cornwell. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10:135–145.
- Adler, P. B., J. HilleRisLambers, and J. M. Levine. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10:95–104.
- Albert, C. H., F. de Bello, I. Boulangeat, G. Pellet, S. Lavorel, and W. Thuiller. 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121:116–126.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., F. De Bello, M. Vandewalle, J. Leps, and M. T. Sykes. 2014. Species richness of limestone grasslands increases with trait overlap: Evidence from within- and between-species functional diversity partitioning. *Journal of Ecology* 102:466–474.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., N. Gross, F. T. Maestre, V. Maire, F. de Bello, C. R. Fonseca, J. Kattge, E. Valencia, J. Leps, and P. Liancourt. 2017. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*.
- Bernard-Verdier, M., M.-L. Navas, M. Vellend, C. Violle, A. Fayolle, and E. Garnier. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Bolnick, D. I., and B. M. Fitzpatrick. 2007. Sympatric Speciation: Models and Empirical Evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:459–487.
- Boulangeat, I., D. Gravel, and W. Thuiller. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15:584–593.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343–66.
- Chu, C., and P. B. Adler. 2015. Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. *Ecological Monographs* 85:373–392.
- Clark, J. S. 2010. Individuals and the Variation Needed for High Species Diversity in Forest Trees. *Science* 327:1129–1132.
- Cornell, H. V, and S. P. Harrison. 2014. What Are Species Pools and When Are They Important? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 45:45–67.
- DeMalach, N., E. Zaady, J. Weiner, R. Kadmon, and J. Cahill. 2016. Size asymmetry of resource competition and the structure of plant communities. *Journal of Ecology* 104:899–910.
- DeWitt, T. J. 2016. Expanding the phenotypic plasticity paradigm to broader views of trait space and ecological function. *Current Zoology* 62:463–473.

- Enquist, B. J., J. Norberg, S. P. Bonser, C. Violle, C. T. Webb, A. Henderson, L. L. Sloat, and V. M. Savage. 2015. Scaling from Traits to Ecosystems: Developing a General Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories. *Advances in Ecological Research* 52:249–318.
- Frenette-Dussault, C., B. Shipley, D. Meziane, and Y. Hingrat. 2013. Trait-based climate change predictions of plant community structure in arid steppes. *Journal of Ecology* 101:484–492.
- Godsoe, W., J. Franklin, and F. G. Blanchet. 2016. Effects of biotic interactions on modeled species' distribution can be masked by environmental gradients. *Ecology and Evolution*:654–664.
- Grenier, S., P. Barre, and I. Litrico. 2016. Phenotypic Plasticity and Selection: Nonexclusive Mechanisms of Adaptation. *Scientifica* 2016.
- Gross, N., Y. Le Bagousse-Pinguet, P. Liancourt, M. Berdugo, N. J. Gotelli, and F. T. Maestre. 2017. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution* 1:0132.
- Hart, S. P., S. J. Schreiber, J. M. Levine, and T. Coulson. 2016. How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology Letters* 19:825–838.
- Hennion, F., I. Litrico, I. V. Bartish, A. Weigelt, A. Bouchereau, and A. Prinzing. 2016. Ecologically diverse and distinct neighbourhoods trigger persistent phenotypic consequences, and amine metabolic profiling detects them. *Journal of Ecology* 104:125–137.
- HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, and M. M. Mayfield. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 43:227–48.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164.
- Kraft, N. J. B., O. Godoy, and J. M. Levine. 2014. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112.
- Kunstler, G., D. Falster, D. A. Coomes, F. Hui, M. Kooyman, Robert, D. C. Laughlin, L. Poorter, M. Vanderwel, G. Vieilledent, S. J. Wright, M. Aiba, C. Baraloto, J. Caspersen, J. H. C. Cornelissen, S. Gourlet-Fleury, M. Hanewinkel, B. Herault, J. Kattge, H. Kurokawa, Y. Onoda, J. Penuelas, H. Poorter, M. Uriarte, S. Richardson, and P. Ruiz-Benito. 2015. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529:1–15.
- Laliberte, E., G. Zemunik, and B. L. Turner. 2014. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science* 345:1602–1605.
- Laughlin, D. C., and C. Joshi. 2015. Theoretical consequences of trait-based environmental filtering for the breadth and shape of the niche: New testable hypotheses generated by the TraitSpace model. *Ecological Modelling* 307:10–21.

- Laughlin, D. C., C. Joshi, S. J. Richardson, D. A. Peltzer, N. W. H. Mason, and D. A. Wardle. 2015. Quantifying multimodal trait distributions improves trait-based predictions of species abundances and functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 26:46–57.
- Laughlin, D. C., R. T. Strahan, P. B. Adler, and M. M. Moore. 2018. Survival rates indicate that correlations between community-weighted mean traits and environments can be unreliable estimates of the adaptive value of traits. *Ecology Letters* 21:411–421.
- Levine, J. M., and J. HilleRisLambers. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461:254–7.
- Levine, J. M., and D. J. Murrell. 2003. The community level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:549–574.
- Maire, V., N. Gross, L. Börger, R. Proulx, C. Wirth, L. D. S. Pontes, J. F. Soussana, and F. Louault. 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist* 196:497–509.
- Maire, V., I. J. Wright, I. C. Prentice, N. H. Batjes, R. Bhaskar, P. M. van Bodegom, W. K. Cornwell, D. Ellsworth, Ü. Niinemets, A. Ordonez, P. B. Reich, and L. S. Santiago. 2015. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*
- McElreath, R. 2011. *Statistical Rethinking*. CRC Press.
- Morin, P. J. 2011. *Community ecology*. Wiley.
- Niu, K., J. S. He, M. J. Lechowicz, and L. Souza. 2016. Grazing-induced shifts in community functional composition and soil nutrient availability in Tibetan alpine meadows. *Journal of Applied Ecology* 53:1554–1564.
- Partel, M. 2002. Local Plant Diversity Patterns and Evolutionary History at the Regional scale. *Ecology* 83:2361–2366.
- Pellissier, L., K. Anne Bråthen, J. Pottier, C. F. Randin, P. Vittoz, A. Dubuis, N. G. Yoccoz, T. Alm, N. E. Zimmermann, and A. Guisan. 2010. Species distribution models reveal apparent competitive and facilitative effects of a dominant species on the distribution of tundra plants. *Ecography* 33:1004–1014.
- Post, D. M., and E. P. Palkovacs. 2009. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: Interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1629–1640.
- Le Roux, P. C., L. Pellissier, M. S. Wisz, and M. Luoto. 2014. Incorporating dominant species as proxies for biotic interactions strengthens plant community models. *Journal of Ecology*:767–775.

- Salguero-Gómez, R., C. Violle, O. Gimenez, and D. Childs. 2018. Delivering the promises of trait-based approaches to the needs of demographic approaches, and vice versa. *Functional Ecology* 32:1424–1435.
- Shipley, B. 2010a. *From Plant Traits to Vegetation Structure*. Cambridge University Press.
- Shipley, B. 2010b. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos* 119:604–609.
- Shipley, B. 2014. Measuring and interpreting trait-based selection versus meta-community effects during local community assembly. *Journal of Vegetation Science* 25:55–65.
- Shipley, B., F. De Bello, J. H. C. Cornelissen, E. Laliberté, D. C. Laughlin, and P. B. Reich. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180:923–931.
- Shipley, B., C. E. T. Paine, and C. Baraloto. 2011. Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93:760–769.
- Simpson, A. H., S. J. Richardson, D. C. Laughlin, and B. Sandel. 2016. Soil-climate interactions explain variation in foliar, stem, root and reproductive traits across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography* 25:964–978.
- Sonnier, G., M. L. Navas, A. Fayolle, and B. Shipley. 2012. Quantifying trait selection driving community assembly: A test in herbaceous plant communities under contrasted land use regimes. *Oikos* 121:1103–1111.
- Sonnier, G., B. Shipley, and M. L. Navas. 2010. Plant traits, species pools and the prediction of relative abundance in plant communities: A maximum entropy approach. *Journal of Vegetation Science* 21:318–331.
- Tilman, D. 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource: light gradient. Pages 359–380 in Jared Diamond and TJ Case, editors. *Community ecology*. Blackwell, Oxford.
- Tilman, D. 1990. Constraints and Tradeoffs: Toward a Predictive Theory of Competition and Succession. *Oikos* 58:3–15.
- Tredennick, A. T., C. de Mazancourt, M. Loreau, and P. B. Adler. 2017. Environmental responses, not species interactions, determine synchrony of dominant species in semiarid grasslands. *Ecology* 98:971–981.
- Violle, C., M.-L. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Waterway, M. J., K. T. Martins, A. Dabros, A. Prado, and M. J. Lechowicz. 2016. Ecological and Evolutionary Diversification Within the Genus *Carex* (Cyperaceae): Consequences for Community Assembly in Subarctic Fens. *Systematic Botany* 41:558–579.

- Weiner, J., and S. C. Thomas. 1986. Size Variability and Competition in Plant Monocultures. *Oikos* 47:211–222.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, and J. Gulias. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428.

Annexe A: Protocole pour l'extraction des pigments foliaires (V3)

Lucas Deschamps, Mélodie B. Plourde, Vincent Maire

Matériel nécessaire

Spectrophotomètre à plaque + Plaque en polystyrène
 Broyeuse à agitation avec plaques pour 24 échantillons
 Vortex
 Poinçon/règle
 Billes de 3/16 (environ 5mm)
 Tubes de broyage plastique 2ml
 Glace sèche et éthanol
 Glace
 Méthanol
 Extraction

Extraction

Sélectionner 8 échantillons de 6 espèces, représentant un bon gradient de valeurs de dualix. Si le nombre d'individu est inférieur à 8, prendre l'intégralité des individus. Créer un fichier excel avec les informations des individus dans l'ordre dans lequel ils vont-êtré mesurés.

Placer une bille dans chaque tube et les enfoncer dans de la glace sèche déstructurée avec de l'éthanol. Le maintien au froid de tous les éléments permet d'éviter le dégel/regel des plantes contre la bille, qui mènerait à une pâte imbroyable.

Obtenir environ exactement 1cm² de surface foliaire par une des méthodes suivantes.

- Quatre (4) coups de poinçon de ¼ de pouce (= 1.14cm²)
- 14 coups de poinçon de 1/8 de pouce (= 1.07 cm²)
- En cas de feuilles linéaires, mesurer la largeur de la feuille et découper la longueur appropriée pour obtenir 1cm²

Mettre les surfaces foliaires ainsi sélectionnées dans les tubes de broyages glacés.

Équilibrer les deux plaques de broyage en mettant le même nombre d'échantillons dans chacune (si elles ne sont pas toutes les deux pleines).

Broyer les échantillons durant 40 secondes à une fréquence de 30 tours par seconde.

Le broyage terminé, ajouter 1ml de méthanol puis vortexer. Mettre les tubes au noir à 4°C durant 20 minutes pour l'extraction.

Après 20 minutes, centrifuger 30 secondes à 14000xg.

Mesure

Pipeter 100µl des surnageant dans les puits d'une microplaque en polystyrène pour mesure spectrophotométrique. La première mesure doit-être un blanc constitué uniquement de méthanol.

Créer une méthode qui mesurera les absorbances à 653, 666, 470 et 750 nm.

Identifier chaque puit de la plaque avec la référence de l'individu tel que défini dans le tableur, en identifiant le blanc.

Lancer la lecture du spectre.

Calcul des concentrations des différents pigments

Chlorophylles (Poorter *et al.*)

Concentration in extract (mg l⁻¹)

$$\text{Chl}_a = 16.29 * A_{\text{peak Chl}_a} - 8.54 * A_{\text{peak Chl}_a - 13.2\text{nm}}$$

$$\text{Chl}_b = 30.66 * A_{\text{peak Chl}_a - 13.2\text{ nm}} - 13.58 * A_{\text{peak Chl}_a}$$

$$\text{Chl}_{a+b} = 22.12 * A_{\text{peak Chl}_a - 13.2\text{ nm}} - 2.71 * A_{\text{peak Chl}_a}$$

Caroténoides (Lichtenthaler & Wellburn 1983)

$$C_{x+c} = (1000A_{470} - 2.86C_a - 129.2C_b) / 245$$

Références

Dunn, J. L., Turnbull, J. D., & Robinson, S. A. (2004). Comparison of solvent regimes for the extraction of photosynthetic pigments from leaves of higher plants. *Functional Plant Biology*. <http://doi.org/10.1071/FP03162>

Lichtenthaler, H., & Wellburn, A. (1983). Determinations of total carotenoids and chlorophylls b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 11(1955), 591–592. <http://doi.org/10.1042/bst0110591>

Hendrik Poorter & Yvonne de Jong-Van Berkel and PrometheusWiki contributors, 'Chlorophyll extraction and determination', *PrometheusWiki*, 08 Jun 2011, 06:43 UTC, < [http://www.publish.csiro.au/prometheuswiki/tiki-pagehistory.php?page=Chlorophyll extraction and determination&preview=11](http://www.publish.csiro.au/prometheuswiki/tiki-pagehistory.php?page=Chlorophyll%20extraction%20and%20determination&preview=11) > [accessed 22 Nov 2016]

Validation des mesures du dualex

La validation a été effectuée à l'aide d'une régression par espèce considérant qu'une erreur stochastique de mesure était présente sur les deux variables (chlorophylle par surface mesurée par le dualex et chlorophylles a et totales mesurées chimiquement). Ce type de régression a été réalisée grâce à la fonction *sma* du package *smatr*.

Malgré un fort bruit dans les données, la figure S4 (de l'article) montre que la relation entre chlorophylle optiques et chlorophylles chimiques à une pente supérieure à 1, le dualex sous-estimant la concentration totale en chlorophylle. Ceci est cohérent avec le fait que le dualex ne mesure que la concentration superficielle en chlorophylle, alors que la mesure chimique a mesuré la quantité totale de chlorophylle sur toute l'épaisseur de la feuille.

Malgré ce biais, la majorité des pentes spécifiques sont similaires, quoique quelques exceptions. Pour certaines espèces, le bruit était tellement fort qu'aucune relation n'a été détectée, et pour certaines rares, alors que d'autres étaient caractérisées par des relations négatives marquées. Globalement, les coefficients de détermination étaient assez faibles pour des manipulations en laboratoire, avec un r^2 médian de 0.37, allant de 0 à 0.94. Ce bruit peut avoir plusieurs causes. Premièrement, la conservation à long terme, et surtout la décongélation lors du poinçonnage des feuilles ont pu abimer les tissus et leur contenu. Suivant la résistance de la feuille, les espèces ont pu subir ces préjudices de manière inégale. Malgré qu'il soit difficile d'isoler les sources d'erreur, je pense qu'étant donnée les difficultés lors des manipulations successives d'un si grand nombre d'échantillons, les mesures optiques du dualex sont capables de révéler l'ordre relatif des espèces en termes de concentrations de pigments foliaires.